FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 30. BAND

DER GANZEN REIHE 130. BAND

3. HEFT

MIT 37 ABBILDUNGEN IM TEXT UND

Nachlaß von Prof. N. Malta

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1936

Flora. N. F. Band 30	Heft 3	S. 291—376, Jena, 18. 5. 1936

Inhaltsverzeichnis.

Seite

MEYER, FRITZ JÜRGEN, Über die Verwendbarkeit von Trypanblau bei physiologisch-anatomischen Untersuchungen und die Frage der organeigenen Tracheen. Mit 1 Abbildung im Text . . . . . 291—304

SCHLENKER, GERHARD, Experimentelle Untersuchungen in der Sektion Beccabunga Griseb. der Gattung Veronica. Mit 25 Abbildungen im Text und Tafel II . . . . . 305—350

ALEXANDROV, W. G., und ALEXANDROVA, O. G., Anatomische Analyse einiger Erscheinungen bei der Reifung des Weizenkorns. Mit 5 Abbildungen im Text . . . . . 351—364

KÖHLER, FRANZ, Variabilitätsstudie an zwei Stämmen von Mucor mucilagineus Bref. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . . 365—376

Die „Flora" erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band. Im Jahre 1936 wird ein Band ausgegeben, dessen Gesamtpreis RM 40.— nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Äußerste Kürze wird allen Mitarbeitern zur Pflicht gemacht. Tabellen und Abbildungen sind auf das unumgänglich Nötige zu beschränken.

Verfassernamen sind dort, wo sie im Druck hervorgehoben werden sollen — nicht grundsätzlich, z. B. nicht bei öfterer Wiederholung — gerade zu unterstreichen, lateinische Namen sind gewellt zu unterstreichen. Die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt gesammelt beizugeben.

In den Literaturlisten sollen Zeitschriftenartikel so zitiert werden wie: Journ. of Genetics 22, 335—357 (1930).

Das Honorar beträgt RM 30.— für den Druckbogen, bis zu einem Höchstumfang von 3 Bogen. Dissertationen sind in beschränktem Umfang zugelassen und werden nicht honoriert. Von jedem Beitrag werden 30 Sonderdrucke auf Bestellung unentgeltlich geliefert. Weitere Sonderdrucke werden zu den Selbstkosten berechnet. Die Kosten nachträglicher Korrekturen im Satz können dem Autor berechnet werden.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Julius Stoklosa †

Biochemischer Kreislauf des Phosphat-Ions im Boden. Mit 12 Tafeln. (Abdr. a. d. „Centralblatt für Bakteriologie, II. Abt., Bd. 29".) III, 159 S. gr. 8° 1911 Rmk 6.—*

Das Brot der Zukunft. Mit 1 Abbild. im Text und 7 Tafeln. VII, 189 S. gr. 8° 1917 [Rmk 6.—] vergriffen

Über die Verbreitung des Aluminiums in der Natur und seine Bedeutung beim Bau- und Betriebsstoffwechsel der Pflanzen. Mit 28 Abbild. im Text. X, 500 S. gr. 8° 1922 Rmk 10.50*

Unter Mitarbeit von **Alois Matoušek:**

Beiträge zur Kenntnis der Ernährung der Zuckerrübe. Physiologische Bedeutung des Kalium-Ions im Organismus der Zuckerrübe. Mit 1 Abbild. im Text und 23 Tafeln. VIII, 230 S. gr. 8° 1916 Rmk 12.—*

Nachlaß von Prof. N. Malta

Über die Verwendbarkeit von Try… bei physiologisch-anatomischen Unters… und die Frage der organeigenen Tra…

583

Von **Fritz Jürgen Meyer.**

Mit 1 Abbildung im Text.

Die von A. Zimmermann (1922) veröffentlichten Ergebnisse über den Gefäßverlauf, die Gefäßlängen und die Lage der Gefäßendigungen bei afrikanischen Cucurbitaceen, welche er vermittels einer Ruß-Suspension untersucht hatte, hatten mich veranlaßt, in ähnlicher Weise auch die Leitbündel anderer Pflanzen zu untersuchen, einerseits um unsere Kenntnisse vom inneren Aufbau der Leitbündel, der mich seit langem interessierte, zu erweitern, andererseits um die Begriffe „stammeigene Bündel" und „Blattspurbündel" einer kritischen Prüfung zu unterwerfen (Fr. J. Meyer 1928). Meine teils auf Infiltrationsversuche mit Eosin-Tusche-Suspension, teils auf die Durchmusterung von Mikrotomschnittserien gestützten Ergebnisse führten zu der These: Wir kennen nur „organeigene Tracheen", d. h. es gibt keine Tracheen, welche von einem Organ in ein anderes übertreten; darüber hinaus stellte ich für die von mir in dieser Richtung untersuchten Objekte — ohne dies für meine Hauptfrage betreffs der Begriffe „stammeigene Bündel" und „Blattspurbündel" auszuwerten — nebenbei fest, daß bei ihnen an Verzweigungsstellen Hauptorgan und Zweig keine gemeinsamen Tracheen besitzen. Dem widersprach kürzlich S. Rehm (1935, S. 418) auf Grund seiner Untersuchungen an *Impatiens balsamina* L. und *I. Roylei* Walp. Rehm infiltrierte seine Versuchsobjekte mit Trypanblau, Trypanrot u. a. und fand, daß diese Farbstoffe vom Hauptsproß auch in dessen Seitenzweige übertreten. Daraus schloß er, „daß sich in älteren Pflanzen fast stets Gefäße finden, die Hauptsproß und Seitensproß gemeinsam sind", und weiter folgerte er, daß die von mir aufgestellte Regel, daß an Verzweigungsstellen Hauptorgan und Zweig keine gemeinsamen Tracheen besitzen, nicht allgemein gelte. Wie meine jetzt mit Trypanblau ausgeführten Infiltrationsversuche an *Impatiens balsamina* u. a. zeigten, tritt aber die Trypanblaulösung sogar vom Hauptsproß in die obersten Blätter der Seitenzweige ein (s. unten); Rehm hätte also aus der Trypanblau-Infiltration ebensogut schließen können, daß es keine organeigenen Tracheen gebe und daß somit meine Auffassung vom Aufbau der Leit-

bündelsysteme irrig sei. Aus diesem Grunde schien es mir notwendig zu sein, die Trypanblau-Methode einer genaueren Prüfung zu unterwerfen und weiterhin auch den Aufbau des trachealen Systemes von *Impatiens balsamina* nachzuprüfen. Bei meinen Untersuchungen zeigte sich dann, daß das Trypanblau für Gefäßinfiltrationen zwar nicht in dem Umfange zu verwenden ist, wie Rehm es annimmt, daß es aber andererseits auch in anderen Fragen der physiologischen Anatomie gute Dienste leisten kann.

I. Wie weit ist Trypanblaulösung brauchbar zur Untersuchung des trachealen Systems?

1. Gegen die von Rehm gezogene Schlußfolgerung tauchten mir sofort Bedenken auf; denn da die Seitenwände der Gefäße vom Trypanblau sehr deutlich gefärbt werden, sogar so deutlich, daß die Färbung eines einzelnen Gefäßes an nicht zu alten Pflanzen von Rehm (a. a. O., S. 417) mit bloßem Auge bei richtiger Beleuchtung erkannt werden konnte, erschien es mir verwunderlich, daß dieser Farbstoff an den Gefäßenden nicht durch die Endwand in das nächste Gefäß übertreten sollte. Ohne solche Annahme konnte aber Rehms Schlußfolgerung auf gemeinsame Gefäße in Hauptsproß und Zweig nicht gezogen werden. Rehm selbst sagt (a. a. O., S. 416) über das Trypanblau: „Es diffundiert nicht durch die verholzten Wände[1]), so daß immer nur die wirklich benutzten Gefäße gefärbt erscheinen"; an späterer Stelle gibt er andererseits selbst an (a. a. O., S. 422), daß in einem Versuch die Farbstofflösung (in diesem Falle das dem Trypanblau gleichwertige Cyanol extra) Querwände zu überwinden habe[1]). Damit wird die Richtigkeit seiner vorherigen Behauptung über gemeinsame Gefäße in Hauptsproß und Zweig eigentlich schon zum mindesten stark in Frage gestellt.

2. Daß tatsächlich das Trypanblau von einer Trachee zur nächstfolgenden und zu den benachbarten übertreten kann, erscheint mir auch schon durch die älteren Untersuchungen von M. Buchholz (1921, S. 155, 161) an verschiedenen *Equisetum*-Arten gesichert zu sein. Die Wasserleitung erfolgt bei *Equisetum* innerhalb der Internodien in den „Gefäßgängen" (Carinalhöhlen), innerhalb der Knoten in dem Tracheidengürtel (nähere Angaben über dessen Struktur siehe bei Fr. J. Meyer 1921); da in den Versuchen von Buchholz in allen Internodien sämtliche Gefäßgänge infiltriert wurden, mußte also die Trypanlösung die Tracheiden des Gürtels passiert haben. Daß hierbei durchgehende, beiderseits aufgerissene Erstlingstracheiden benutzt würden, ist nicht anzunehmen;

1) Von mir gesperrt.

denn es ist in höchstem Grade wahrscheinlich, daß es sich in den Knoten von *Equisetum* auch bei den Erstlingstracheen um Reihen kurzer Tracheiden handelt (vgl. Fr. J. Meyer 1921, S. 255); für unsere Frage kommt es aber darauf nicht an, da in den Versuchen von Buchholz offenbar der ganze Tracheidengürtel der Knoten gefärbt wurde.

3. Versuche mit anderen Pteridophyten, deren Tracheenteile ausschließlich aus Tracheiden bestehen, zeigten mir gleichfalls, daß die Trypanblaulösung von Tracheide zu Tracheide weitersteigt:

a) Ein Blatt von *Osmunda regalis*, dessen Gesamtlänge 134 cm betrug, hatte 24 Stunden in Trypanblaulösung[1]) gestanden; danach war das erste Fiederblattpaar (in 21 cm Höhe) noch turgeszent, die übrigen waren vertrocknet. Die anatomische Untersuchung ergab vollständige Trypanblaufärbung im Blattstiel und in der Blattspindel zu unterst, d. h. bis einige Zentimeter über der Ansatzstelle des ersten Fiederblattpaares, teilweise Färbung in den Tracheen des Leitbündels des ersten Fiederblattpaares, ferner teilweise Färbung in der Blattspindel oberhalb des zweiten (trockenen) Fiederblattpaares, und zwar in 40 cm Höhe, d. h. 1 cm über dem zweiten Fiederblattpaare in der Hälfte der Tracheen, in 55 cm Höhe, d. h. 2 cm über dem dritten Fiederblattpaar noch in einer Gruppe von 10 Tracheen.

b) Ähnlich verlief die Untersuchung des Blattes von *Asplenium marinum*, wo bei einer Gesamtlänge des Blattes von 23 cm bis zu 15 cm Höhe, d. h. bis über dem siebenten Fiederblattpaar, alle Tracheen gefärbt waren. Der oberste Teil des Blattes konnte nicht mehr untersucht werden, da er zu stark vertrocknet war.

c) Schließlich bei *Selaginella viticulosa* wurde die vollständige Färbung verfolgt vom Hauptsproß durch den ersten Seitenzweig 1. Ordnung bis in dessen vierten Seitenzweig 2. Ordnung, d. h. bis nahe an die Spitze dieses Seitenzweigsystemes.

Wenn es auch von vornherein so gut wie ausgeschlossen erschien, daß sich so lange Tracheiden vom Hauptsproß in Zweige hinein aus einer Zelle entwickeln könnten (es wäre gleitendes Wachstum von bisher bei Tracheen unbekanntem Ausmaß notwendige Voraussetzung!), so habe ich trotzdem an Querschnitten durch die einzelnen Abschnitte des Hauptsprosses und seine Seitenzweige sowie an aufgehelltem bzw. mazeriertem Material das tracheale System der *Selaginella viticulosa* noch anatomisch untersucht; dabei zeigt sich folgendes: 1. ist die Zahl der Tracheen innerhalb eines und desselben Leitbündels sehr stark

1) Soweit nicht andere Angaben gemacht werden, handelt es sich im folgenden stets um die auch von Rehm verwandte 0,1%ige wässerige Lösung.

schwankend; es wurde im Höchstfall eine Zunahme (von unten nach oben) um mehr als 60% beobachtet; 2. wurden in sehr vielen Schnitten die engen oder schmalen Enden auskeilender Tracheen gefunden; 3. spricht die Zahl der Tracheen in den einzelnen Abschnitten der Hauptachse und den dazwischenliegenden Seitenzweigen gegen den Übertritt gemeinsamer Tracheen: es wurden gezählt:

im ersten Hauptachsenabschnitt	15—17	Tracheen,
im ersten Seitenzweig 1. Ordnung	11	Tracheen,
im zweiten Hauptachsenabschnitt	18—29	Tracheen,
im zweiten Seitenzweig 1. Ordnung	13	Tracheen,
im dritten Hauptachsenabschnitt	24—29	Tracheen;

4. konnten an aufgehellten bzw. schwach mazerierten Längsschnitten durch die Abzweigungsstellen am Grund der Zweigbündel nur ziemlich kurze, beiderseits zugespitzte Tracheiden festgestellt werden.

4. Ein besonders geeignetes Objekt für meine Versuche war *Viola tricolor*, da mir deren tracheales System aus früheren Untersuchungen sehr genau bekannt ist (Fr. J. Meyer 1915 und 1928). Insbesondere habe ich früher festgestellt, daß in einem Achsenleitbündel, welches im nächsten Knoten mit einem Nachbarleitbündel eine Leitbündelverbindung bildet, sämtliche Tracheen innerhalb eines 3000 μ langen Abschnittes dicht unterhalb des Knotens mit einer nicht durchbrochenen Wand endigen (Untersuchung durch Mikrotomquerschnittserien, 1928, S. 248). Da nun alle Leitbündel der Achse höchstens drei Internodien durchlaufen ohne Bildung von Leitbündelverbindungen (vgl. 1915, Fig. 3), dürfte also von jedem Internodium bis zum drittnächsten niemals ein Gefäß durchlaufen. Hiervon ausgehend, infiltrierte ich jetzt Achsen von *Viola tricolor* mit Trypanblau und konnte feststellen, daß bis in das fünftnächste Internodium alle Tracheen gefärbt wurden, desgleichen alle Tracheen der Blattstiele und der Blüten- bzw. Fruchtstiele von sämtlichen dazwischenliegenden Knoten. Andererseits fand ich früher (1928, S. 244) mit Hilfe von Tuschesuspension in Übereinstimmung mit den anatomischen Befunden, daß kein Gefäß von einem Internodium in das nächste oder in ein Blatt übergeht, sondern daß alle eine recht beschränkte Länge (wesentlich weniger als eine Internodienlänge) besitzen. Es zeigt sich hier also, daß der Ausfall der Trypanblau-Infiltration keine Schlüsse auf gemeinsame Tracheen und die Lage der Gefäßendigungen zuläßt.

II. Wie verhalten sich die verschiedenen Membranlamellen gegenüber Trypanblau?

Alle Ergebnisse des vorigen Abschnittes deuten darauf hin, daß die Trypanblaulösung — entgegen der Angabe von Rehm (s. oben) — ver-

holzte Membranen durchdringt. Es liegt daher die Frage nahe, wie sich andere Membranen bzw. Membranlamellen gegenüber Trypanblau verhalten und worauf es zurückzuführen ist, daß die Membranen der an die Tracheen angrenzenden parenchymatischen Zellen nicht gefärbt werden. Ich unternahm daher, ehe ich an meine Nachprüfungen an *Impatiens balsamina* heranging, einige Färbungsversuche an den verschiedensten Zell- und Gewebearten.

Ungefärbt blieben bei diesen Versuchen zunächst die Suberinlamellen des Korkgewebes, in welche die wässerige Trypanblaulösung nicht eindringt; sie wurden untersucht in Querschnitten von *Quercus Suber* und *Dracaena Draco*, ferner wurden unverletzte Knollen von *Solanum tuberosum* lebend und als Alkoholmaterial einen Tag in die Trypanblaulösung gelegt und dann geschnitten. — Ebenso färben sich die den Suberinen ähnlichen Kutine der normalen Kutikula nicht; diese Tatsache wurde nebenbei besonders beachtet, weil das Verhalten der Hydropoten gegenüber Trypanblau mich interessierte (Abschn. VII, s. unten).

Dagegen geben fast alle Kohlehydratlamellen eine gute Blaufärbung. Ausnahmen bilden nur solche Membranen, welche durch Imprägnierungsstoffe bereits eine kräftige Eigenfarbe erhalten haben, so z. B. die Membranen der Stützschicht im Samen von *Linum usitatissimum*, ferner bei den Farnen die Zellwände, welche mit dem von Arthur Meyer als „Vagin" bezeichneten Stoff (Bäsecke 1908, S. 57/58) imprägniert sind; diese wurden in den Blattstielen von *Aspidium falcatum* (lebend) und von *Aspidium filix mas* (Alkoholmaterial) sogar von 1%iger Trypanblaulösung nicht im geringsten gefärbt.

Im einzelnen wurde Trypanblaufärbung an Beispielen sämtlicher Gruppen von Kohlehydratlamellen festgestellt, nämlich an

1. reinen Zelluloselamellen (Samenhaare von *Gossypium*, Parenchymzellen in der Wurzel von *Aspidistra elatior*, in der Knolle von *Solanum tuberosum*, im Stamm von *Dracaena Draco* usw.),

2. in verholzten Zellulosemembranen der Tracheen und der Sklerenchymfasern (*Impatiens balsamina*, *Cucurbita pepo*, *Viola tricolor* usw.),

3. nicht verquellenden Hemizelluloselamellen (Embryo des Samens von *Tropaeolum majus*),

4. Schleimlamellen (z. B. Samen von *Linum usitatissimum*)[1]),

5. kollenchymatischen Lamellen (Achse von *Cucurbita pepo* u. a.).

Insgesamt kann also gesagt werden, daß alle Kohlehydratlamellen, unverholzte und verholzte, ausgenommen nur wenige besonders imprägnierte, von Trypanblau durchdrungen und gefärbt werden, daß dagegen

1) Näheres hierüber siehe unten in Abschnitt VI.

Suberinlamellen und die normale Kutikula ungefärbt bleiben. Demnach könnte Trypanblaulösung von den Tracheen auch in die Wände der benachbarten Parenchymzellen eindringen; freilich bleibt ihr hierbei, wie im folgenden Abschnitt gezeigt wird, nur der Weg im Imbibitionswasser der Membranen offen, da der Protoplast das Trypanblau nicht durchläßt.

III. Wie verhält sich der lebende Protoplast gegenüber Trypanblau?

Es wurde bereits früher von Küster (1912) gezeigt, daß Trypanrot den Protoplasten nicht färbt, aber für Gefäßfärbungen geeignet ist. Um mich davon zu überzeugen, daß auch das Trypanblau nicht durch lebende Protoplasten hindurchzudringen vermag, stellte ich eine Reihe von Färbungsversuchen an lebenden Kartoffelknollen und Sproßachsen von *Viola tricolor* an:

1. Es wurden lebende Kartoffelknollen durchgeschnitten und einen Tag in Trypanblaulösung gelegt; nur die Membranen der angeschnittenen Randzellen und zum Teil die von diesen radial einwärts gerichteten Wände der nächsten (unverletzten) Zellen wurden gefärbt.

2. Zum Vergleich wurde derselbe Versuch mit abgetöteten, von Alkohol durchtränkten Kartoffeln angestellt mit dem Ergebnis, daß die Trypanblaulösung durch die Zellen und die alkoholgefüllten Interzellularen durch Diffusion bis etwa 10 Zellen tief eindrang und alle Membranen bis dorthin färbte.

3. Ein lebendes Sproßstück von *Viola tricolor* wurde an beiden Seiten mit Wollfett verschlossen und in dem mittelsten Internodium tangential angeschnitten; sodann wurde es in die übliche Trypanblaulösung gelegt; Färbung zeigte sich nach 3 Stunden am tiefsten innen in den Radialwänden der Endodermiszellen, soweit die vor der Endodermis liegende Zellschicht beim Anschneiden des Sprosses verletzt worden war; aber auch sonst war sie auf die äußersten Zellen beschränkt.

4. Ein in gleicher Weise vorbereitetes Internodium von *Viola tricolor* wurde in ein stark plasmolysierendes Gemisch von Glyzerin und Trypanblaulösung gelegt; in diesem Falle drang das Trypanblau, da ihm zwischen den Protoplasten benachbarter Zellen nicht nur die Zellmembran, sondern auch ein Raum zwischen Plasmaschlauch und Membran zur Verfügung stand, tiefer in das peripherische Gewebe ein; nur dort, wo beim Anschneiden die Endodermis schon fast erreicht war, wurde die Trypanblaufärbung lediglich bis zur Endodermis und in deren Radialwänden beobachtet. Diese letzte Feststellung ist wichtig, weil bei der Plasmolyse der Endodermiszellen der Protoplast nicht von dem Casparyschen Streifen

losläßt, so daß also hier die Trypanblaulösung wie im nicht-plasmolysierten Material höchstens im Imbibitionswasser der Radialwände weiterdiffundieren konnte. Ob der Casparysche Streifen für die Farbstofflösung ein Hindernis ist oder von ihr durchwandert werden kann, wurde vorläufig[1]) nicht untersucht, ist auch für die weiteren Folgerungen ohne Belang.

5. Schließlich ist noch zu erwähnen, daß bei meinen weiter unten beschriebenen Versuchen mit *Impatiens balsamina* nach langer Versuchsdauer zum mindesten in der unteren Region des infiltrierten Sprosses außer den Tracheen auch die von diesen radial abgehenden Membranen der angrenzenden Parenchymzellen Trypanblaufärbung zeigten.

Insgesamt kann also festgestellt werden, daß die Protoplasten das Trypanblau ebensowenig aufnehmen wie das Trypanrot und daß das Trypanblau im Imbibitionswasser der Kohlehydratlamellen, wenn auch nur äußerst langsam, weiterdiffundieren kann. Die Ergebnisse der unter I, 3—4 angeführten Versuche sind dadurch zu erklären, daß die Trypanblaulösung von Trachee zu Trachee weitersteigt, aber nicht in die angrenzenden Gewebe übertritt, weil alle Tracheen ringsum von lebenden Zellen lückenlos umgeben sind.

IV. Die Untersuchung von Leitbündelsystemen vermittels Trypanblaulösung.

Bereits die oben angegebenen Infiltrationsversuche an *Viola tricolor* haben gezeigt, daß das Trypanblau geeignet ist, die vom Saftstrom gewählten Wege bis in die Blätter hinein zu verfolgen. Ergänzend stellte ich noch einige weitere Versuche in dieser Richtung an, die mir zeigen sollten, ob das Trypanblau auch bei der Untersuchung der Zusammenhangsverhältnisse innerhalb der Leitbündelsysteme vor dem von mir früher verwandten Eosin zu bevorzugen sei.

1. Ein etwa 1 cm dicker Hauptsproß von *Impatiens balsamina* wurde 9 mm unterhalb des untersten zweigtragenden Knotens unter Wasser durchgeschnitten und dann in Trypanblaulösung gebracht. Nach 24 Stunden wurde die Verteilung des Farbstoffes in dem untersten, ziem-

1) Wie mir einige weitere Versuche zeigten, sind für derartige Untersuchungen Wurzeln besser geeignet, da bei ihnen wegen des Fehlens der Kutikula am Epiblem keine gewebezerstörenden Einschnitte erforderlich sind, und zwar sind Monokotyledonen wiederum zu bevorzugen, da ihr Leitbündel kein sekundäres Dickenwachstum aufweist und somit die Endodermis dauernd intakt bleibt. Zugleich wird sich bei diesen Objekten vielleicht auch noch die Möglichkeit ergeben, Schlüsse auf die Geschwindigkeit des Imbibitionsstromes zu ziehen. Diesbezügliche Versuche sind bereits im Braunschweiger Botanischen Institut durch Herrn Dr. Weise in Angriff genommen.

lich kräftigen Zweige 1. Ordnung untersucht mit folgendem Ergebnis: Im Zweig 1. Ordnung waren 3½ cm über dem Knoten alle Tracheen blau, 11 cm über dem Knoten desgleichen außer in einem der sehr kleinen Zwischenleitbündel; in einem Zweige 2. Ordnung, der sich in 12 cm Höhe ansetzte, waren gleichfalls alle Tracheen blau; in dem Zweige 1. Ordnung waren dann in 20 cm Höhe (oberhalb des zweiten Zweiges 2. Ordnung) wieder alle Tracheen blau, ebenso in 24 cm Höhe (oberhalb des vierten Zweiges 2. Ordnung) im Zweig selbst und in dem dort inserierten Blatt im Blattstiel und in dem Mittelnerven der Spreite, und schließlich konnte noch etwas weiter oben die Blaufärbung bis 2 mm vor dem Vegetationspunkt verfolgt werden.

2. Ebenso konnte in einem etwa 30 cm langen Hauptsproß einer jungen, in Sägemehl gezogenen, ziemlich stark etiolierten *Vicia faba* die Trypanblaufärbung bis dicht unter den Vegetationspunkt und bis in die Mittelnerven der Teilblättchen verfolgt werden.

2a. Bei der Infiltration eines kurzen Sproßstückes von *Vicia faba* mit 1%iger Trypanblaulösung gelang es sogar, die feinsten Nerven der Blattspreite zu färben (Versuchsdauer 19 Stunden); die Trypanblaufärbung wurde deutlich erkannt nach Lösung des Chlorophylls in kochendem Alkohol, besser noch nach kurzem Aufkochen in Chloralhydrat (dabei war freilich ein geringer Teil des Trypanblau auch in die angrenzenden Parenchymzellen hineindiffundiert).

3. Ein Hauptsproß von *Vicia faba* wurde an der unteren Schnittfläche mit Wollfett verschlossen und dann seitlich so geöffnet, daß nur ein Leitbündel infiltriert wurde (die axiale Markhöhle wurde von dem Einschnitt nicht erreicht). Nach 18stündiger Infiltration konnte der Weg der Trypanblaulösung in dem angeschnittenen und den von diesem abzweigenden Leitbündeln bis in die Sproßspitze und bis in die mit dem Leitbündel zusammenhängenden Blätter verfolgt werden.

Die Trypanblaulösung ist also durchaus geeignet, den Weg des Saftstromes zu ermitteln; es lassen sich auch die benutzten Leitbündelverbindungen innerhalb des Leitbündelsystemes feststellen, und zwar ohne Rücksicht auf deren anatomische Struktur, d. h. sowohl Leitbündelverbindungen im engeren Sinne, welche aus übertretenden Gefäßen bestehen, als auch Leitbündelstege, welche nur aus kurzen zwischengeschalteten Tracheiden gebildet werden[1]). Dagegen ist es nicht möglich, Schlüsse auf die Lage der Gefäßenden und auf gemeinsame Gefäße zu ziehen. Mit Trypanblau können also alle Versuche, zu denen Eosin brauchbar ist, zum mindesten gleich gut ausgeführt werden; bei den

1) Nomenklatur siehe bei Fr. J. Meyer 1916 u. 1922.

sehr subtilen Versuchen zum Nachweis der Wirkungsweise der Tracheenstrangverbindungen innerhalb eines Leitbündels, wie ich sie früher an *Viola tricolor* ausführte (Fr. J. Meyer 1915), wird das Trypanblau sogar besser geeignet sein, da es auch bei längerer Versuchsdauer nicht schädigend auf die lebenden Parenchymzellen des Tracheenteiles wirkt und deshalb nicht von einem Tracheenstrang zu einem dichtbenachbarten durch die trennende Parenchymschicht hindurchdringen kann, wie es das Eosin bei längerer Versuchsdauer tut[1]).

V. Das tracheale System von Impatiens balsamina.

Nachdem in der geschilderten Weise die Wirkung des Trypanblaus als Infiltrationsfarbstoffs untersucht war, bin ich dazu übergegangen, das tracheale System von *Impatiens balsamina* näher zu untersuchen, um festzustellen, ob die von Rehm zwar unter falscher Voraussetzung gezogene Schlußfolgerung über gemeinsame Tracheen in Hauptsproß und Zweig tatsächlich irrig ist; denn an sich ist es nicht ausgeschlossen, daß im Metaxylem des Hauptsprosses und in den Leitbündeln des jüngeren Zweiges gleichzeitig Tracheen entstehen, welche ihre sämtlichen Querwände — auch an der Zweigansatzstelle — resorbieren und somit zu einem gemeinsamen Gefäß werden.

Für meine Versuche verwandte ich zunächst Tusche-Suspension, wie sie sich bei meinen früheren Untersuchungen bewährt hatte (echte chinesische Reibtusche), in Eosin- oder in Trypanblaulösung. Die Ergebnisse stimmten in allen Fällen überein, wenn auch die Infiltrationsdauer zwischen 1½ und 24 Stunden schwankte. Tuscheablagerungen fanden sich stets nur im angeschnittenen Hauptsproß, obwohl bei den meisten Versuchen die Infiltration möglichst dicht unter der Ansatzstelle des Zweiges erfolgte; ebenso fehlten Tuscheablagerungen im Stiel der Blätter. Daß der Übertritt von Tuschesuspension in den Zweig nur durch die Querwände an den Tracheenenden verhindert wurde und nicht etwa wegen zu kurzer Versuchsdauer ausblieb, geht daraus hervor, daß im Hauptsproß auch einige Zentimeter oberhalb des Zweigansatzes Tuscheablagerungen zu finden waren; da die Tracheen des Zweiges den gleichen Durchmesser besitzen wie die des Hauptsprosses, hätte also die Tuschesuspension beim Vorhandensein von gemeinsamen Tracheen ebenso weit

1) Untersuchungen über das Vorkommen von Tracheenstrangverbindungen innerhalb der Leitbündel habe ich mit Trypanblau zwar noch nicht durchgeführt. Ihre Zuverlässigkeit steht aber bereits fest, und deshalb sind von mir derartige Versuche in größerem Umfange, als es jetzt bei der Prüfung der Methode möglich war, für den nächsten Sommer vorgesehen.

auch in den Zweig eindringen müssen, zumal bei einigen Versuchen der Hauptsproß mehrere Zentimeter über der Zweigansatzstelle dekapitiert war, so daß die Saugkraft des intakten beblätterten Zweiges überwog. Bei genauer Untersuchung der infiltrierten Pflanzen an Querschnittserien und besonders an Längsschnitten wurde überdies beobachtet, daß einerseits die meisten durch Tuschesuspension erkennbaren Tracheenenden am Knoten des Hauptsprosses liegen und andererseits hier auch noch eine größere Anzahl von kurzen Tracheen auftreten, die in glücklich geführten Längsschichten von ihrem unteren bis zum oberen Ende verfolgt werden konnten.

Etwas störend wirkte es manchmal bei der Beobachtung an den selbstverständlich nicht sehr dünnen Schnitten der unbedingt lückenlosen Handschnittserien, daß eine intensive Membranfärbung oder auch die Ablagerung von kleinen

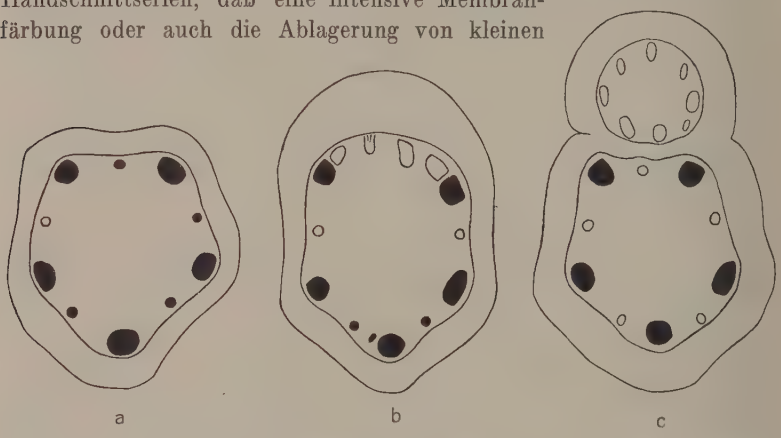


Fig. 1. Querschnitte durch den Hauptsproß und Zweigansatz von *Impatiens balsamina*.

Farbstoffkristallen die Feststellung der Tuscheablagerungen erschwerte. Aus diesem Grunde wiederholte ich zum Schluß einige Male die Infiltration mit reiner Tuschesuspension. Aus einem dieser Versuche stammen die in der Textabbildung wiedergegebenen drei Querschnitte. Die Zeichnungen sind stark schematisiert, insbesondere sind in ihnen nicht die tuschehaltigen Tracheen eingezeichnet, sondern zur Erhöhung der Übersichtlichkeit sind alle Leitbündel, in denen noch tuschehaltige Tracheen vorhanden waren, schwarz gezeichnet, die übrigen dagegen nur im Umriß. Der erste Schnitt (a) liegt etwa 2 mm unter dem Zweigansatz, der zweite (b) unmittelbar unter dem Ausbiegen der Zweigleitbündel und der dritte (c) etwa 2 mm höher an der Stelle, wo zwar die

Leitbündelsysteme sich vollständig gesondert haben, aber äußerlich die Trennung des Zweiges vom Hauptsproß noch nicht vollendet ist. In allen fünf großen Leitbündeln sind durch den Knoten durchgehende Gefäße vorhanden, in den fünf kleinen Zwischenleitbündeln endigen die Gefäße dagegen im allgemeinen schon tiefer. Die in den Zweig übertretenden Leitbündel haben sich in Schnitt b schon zum Teil ausgebildet als Abzweigungen der benachbarten Hauptachsenleitbündel, die mittleren verlaufen schon stark schräg nach außen, alle enthalten aber keine Gefäße, welche aus den Hauptachsenleitbündeln stammen. Nur in einem anderen Falle wurden Tuscheablagerungen in dem dem Schnitt b entsprechenden Niveau in drei Tracheen der späteren Zweigleitbündel gefunden; jedoch handelte es sich hier darum, daß die betreffenden Tracheen nur ganz schwach seitlich abbogen und dann auch endeten, so daß also keine von ihnen in den Zweig selbst eintrat; die Enden der drei Tracheen lagen noch innerhalb des hier nach der Zweigseite kaum ausgebuchteten Zentralzylinders.

Die Versuche zeigen also, daß bei *Impatiens balsamina* weder zwischen Hauptsproß und Zweig, noch zwischen Sproß und Blatt gemeinsame Gefäße vorkommen. Meine früher aufgestellte These über organeigene Tracheen und deren Erweiterung bezüglich des Fehlens gemeinsamer Tracheen in Hauptorgan und Zweig können demnach uneingeschränkt aufrechterhalten bleiben.

VI. Die Färbung von Schleimlamellen mit Trypanblau.

Unter II wurde kurz angegeben, daß sich auch Schleimlamellen mit Trypanblau färben lassen; dazu müssen noch kurze Ergänzungen gegeben werden, weil hier einige Schwierigkeiten bestehen. Die gewöhnliche 0,1%ige Trypanblaulösung erzielt nämlich noch keine einwandfrei erkennbare Färbung; die Schleimlamellen zeigen zwar einen leichten bläulichen Schein, doch könnte dieser auch dadurch entstehen, daß das durchfallende Licht zuvor die stark gefärbten Zelluloselamellen der Membran passiert hat. Eine gute einwandfreie Färbung läßt sich dagegen auf folgende Weise erreichen: Von Schnitten durch die Samenschale von *Linum usitatissimum* werden solche ausgewählt, die auf einer Seite auskeilen, hier also geringstmögliche Dicke haben; diese Schnitte werden zuerst unter dem Deckglas in 95%igen Alkohol gelegt, dann wird 1%ige Trypanblaulösung durchgesogen und diese nach der Aufquellung und Färbung der Schleimepidermis wieder durch Glyzerinalkohol ersetzt. Die Schleimlamellen sind dann gut gefärbt und zeigen sehr deutlich die Schichtung der Membran.

VII. Der Nachweis von Hydropoten vermittels Trypanblaulösung.

Meine Untersuchungen über die Färbbarkeit der Kutikula mit Trypanblaulösung führten zu einem neuen Wege, das Vorkommen und die Verteilung von Hydropoten festzustellen.

Zum Nachweis, daß die Trypanblaulösung die Kutikula nicht färbt und nicht durchdringt, wurden zunächst unverletzte Bulbillen aus dem Blütenstande von *Allium carinatum* einige Tage in Trypanblaulösung gelegt; an Querschnitten war darnach zu erkennen, daß weder die Kutikula noch die Zellmembran der Epidermis und tiefer liegender Zellen gefärbt waren. Daraufhin wurde auch bei anderen Objekten das Verhalten der Kutikula genauer beachtet. Soweit es sich um eine dickere Kutikula handelte, konnte an verschiedenen gefärbten Querschnitten festgestellt werden, daß sie sich im Gegensatz zu den Zelluloselamellen der Epidermiszellen nicht färbt (Blattstiel von *Cucurbita pepo*, Blattspreite von *Folia Sennae* besonders am Mittelnerven, wo sie besonders dick ist). Als Objekte mit besonders zarter Kutikula wurden die Blätter einiger Wasserpflanzen in der Weise untersucht, daß sie zunächst (lebend) etwa 3 Stunden in die Trypanblaulösung gelegt wurden und dann das Eindringen der Trypanblaulösung in die Epidermis geprüft wurde. Entsprechend den von Fr. Mayr (1914) und mir (1935) gefundenen Ergebnissen über das Vorkommen und die Verteilung der Hydropoten wurde folgendes festgestellt:

1. Bei *Potamogeton natans* war die ganze unterseitige Epidermis blau, die oberseitige Epidermis ungefärbt, soweit nicht Verletzungen der schon alten Blätter vorlagen (Versuche Anfang Oktober).

2. An den bandförmigen Blättern (Jugendform) von *Sagittaria subulata* zeigte sich Blaufärbung der Epidermis nur an den Blatträndern („Randhydropoten") sowie am Mittelnerven auf der Blattunterseite („lange Hydropote").

3. Bei *Trapa natans* war die ganze oberseitige Epidermis ungefärbt, auf der Blattunterseite waren dagegen breite, unregelmäßig, aber scharf konturierte Gruppen von Epidermiszellen zwischen den Blattnerven stark blau gefärbt.

Es zeigte sich also, daß die chemisch veränderte Kutikula der Hydropotenepidermiszellen die Trypanblaulösung durchläßt.

Auch äußerlich konnte die Färbung der Hydropoten mit bloßem Auge schon gut erkannt werden. Bei *Potamogeton* erschien die Blattunterseite, deren ganze Epidermis aus Hydropotenzellen besteht, dunkler als die Oberseite und blaugrün; bei *Sagittaria* waren die drei Hydropoten

als dunkelblaue Streifen zu erkennen; bei *Trapa* traten die sehr verschieden umgrenzten Hydropoten der Blattunterseite gleichfalls sofort hervor, besonders schön aber nach Extraktion des Chlorophylls durch kochenden Alkohol, welcher die Trypanblaufärbung nicht beeinträchtigt. Trypanblau ist demnach ein zur Auffindung von Hydropoten durchaus gut geeigneter Farbstoff.

VIII. Anhang: Infiltrationsversuche mit Nigrosin.

Angeregt durch eine Bemerkung von A. Zimmermann (1922, S. 86) stellte ich auch Infiltrationsversuche mit Nigrosin an, in der Erwartung, in diesem Farbstoff ein Hilfsmittel zur Auffindung von Gefäßenden zu finden. Zimmermann (a. a. O.) schreibt über Infiltrationsversuche mit Anilinfarben, daß diese „die die übereinanderliegenden Gefäße trennenden Wände zum größten Teil nicht zu passieren vermögen, so daß besonders in den Gefäßenden eine Ausfällung des Farbstoffes stattfindet". Für einige Farbstoffe (Anilinblau, Anilinrot u. a.) gibt er freilich an, daß auch in nicht angeschnittenen Gefäßen eine schwache Färbung zu erkennen sei. Über das Nigrosin schreibt er dagegen nur: „Nigrosin wird an den Gefäßenden zurückgehalten und bildet in diesen dunkle Massen. Wurden Stengel unter einem Gemisch von Nigrosin und Eosin durchschnitten, so stieg das Eosin in diesen hoch empor, während das Nigrosin an den Gefäßenden zurückgehalten wurde." Ich infiltrierte deshalb Sprosse von *Vicia faba* mit verschiedenen Nigrosinlösungen: 1. ½%iger Nigrosinlösung zu gleichen Teilen gemischt mit ½%iger Eosinlösung, 2. 1%iger Nigrosinlösung mit 1%iger Eosinlösung, 3. 2%iger Nigrosinlösung (Versuchsdauer 19 Stunden). Besonders bei dem letzten Versuch konnte die Nigrosinlösung durch einen 3,1 cm langen Sproßabschnitt und den 1,2 cm langen Blattstiel bis in die feinsten Anastomosen der Nervatur der 3,2 cm langen und 3,5 cm breiten Blättchenspreite verfolgt werden. Deutlich trat die Färbung hervor, wenn das Chlorophyll des Blättchens in kochendem Alkohol gelöst war, besser noch nach darauffolgendem kurzen Aufkochen des Totalpräparates in Chloralhydrat; freilich diffundierte dann ein geringer Teil des Farbstoffes in die angrenzenden Parenchymzellen über. Nigrosin ist also für Gefäßendenuntersuchungen ungeeignet[1]).

1) Die entgegengesetzte Annahme Zimmermanns dürfte darauf zurückzuführen sein, daß ihm in Amani nur sehr alte Farbstoffe zur Verfügung standen; er selbst weist darauf hin, daß Nachprüfung mit reinen Verbindungen erwünscht sei.

Ergebnisse.

A. Methodisches:

1. Entsprechend dem Verhalten der verschiedenen Membranlamellen gegenüber Trypanblau ist die 0,1%ige Trypanblaulösung brauchbar zum Nachweis der Hydropoten, die 1%ige Lösung zur Färbung von Schleimlamellen.

2. Da der Protoplast lebender Zellen den Durchtritt des Trypanblaus verhindert, ohne — wie durch Eosin — geschädigt zu werden, lassen sich mit 0,1%iger Lösung als Infiltrationsmittel die benutzten Wasserleitungsbahnen ermitteln einschließlich der schwächsten Verbindungen; dagegen ist die Lösung unbrauchbar zur Feststellung von Gefäßenden und somit in der Frage der organeigenen Tracheen.

B. Sachliches:

1. Bei *Impatiens balsamina* kommen keine gemeinsamen Gefäße zwischen Hauptsproß und Zweig vor.

2. Meine These von den organeigenen Tracheen kann uneingeschränkt aufrechterhalten bleiben.

Schriftenverzeichnis.

Bäsecke, P., Beiträge zur Kenntnis der physiologischen Scheiden der Achsen und Wedel der Filicinen usw. Bot. Zeitg. 1908. — Buchholz, M., Über die Wasserleitungsbahnen in den interkalaren Wachstumszonen monokotyler Sprosse. Flora N. F. **14** (1921). — Küster, E., Über die Aufnahme von Anilinfarben in lebende Pflanzenzellen. Jahrb. f. wiss. Bot. **50** (1912). — Mayr, Fr., Hydropoten an Wasser- und Sumpfpflanzen. Diss. Erlangen (1914); auch Beih. z. Bot. Zbl. — Meyer, Fr. J., Bau und Ontogenie des Wasserleitungssystemes der vegetativen Organe von *Viola tricolor* var. *arvensis*. Diss. Marburg (1915). — Ders., Die Stelärtheorie und die neuere Nomenklatur zur Beschreibung der Wasserleitungsbahnen der Pflanzen. Beih. z. Bot. Zbl. Abt. I, **33**, (1916). — Ders., Beiträge zur Kenntnis der Leitbündelanatomie: I. Über das Vorkommen von Tracheenstrangverbindungen. Bot. Arch. **2** (1922). — Ders., Das Leitungssystem von *Equisetum arvense*. Jahrb. f. wiss. Bot. **59** (1921). — Ders., Die Begriffe „stammeigene Bündel" und „Blattspurbündel" im Lichte unserer heutigen Kenntnisse vom Aufbau und der physiologischen Wirkungsweise der Leitbündel. Jahrb. f. wiss. Bot. **69** (1928). — Ders., Über die Anatomie und die morphologische Natur der Bandblätter der Alismataceen. Flora N. F. **29** (1935). — Rehm, S., Untersuchungen über den Wassertransport in *Impatiens balsamina* L. und *Impatiens Roylei* Walp. Planta **23** (1935). — Zimmermann, A., Die Cucurbitaceen. Heft 1, Jena 1922.

Experimentelle Untersuchungen in der Sektion Beccabunga Griseb. der Gattung Veronica.

Von **Gerhard Schlenker.**

Mit 25 Abbildungen im Text und Tafel II.

(Aus dem Botanischen Institut Tübingen.)

Einleitung.

Innerhalb der Gattung *Veronica* umgrenzt die Sektion *Beccabunga* — in der engeren, ursprünglichen Fassung Grisebachs, dem wir uns hier anschließen — eine kleine, durch viele Eigentümlichkeiten gut charakterisierte Gruppe nah verwandter Arten. So geschlossen und wohlumschrieben jedoch die Sektion als Ganzes erscheint, so verwirrend ist innerhalb derselben das Durcheinander zahlloser Kleinformen, die durch lückenlose Verbindungen eine scharfe Abgrenzung von Arten oft fast unmöglich machen.

Um hier Klarheit zu schaffen, wurden in den Jahren 1931—1934 neben Literatur und Herbarstudien (über die an anderer Stelle berichtet wird)[1]) experimentelle Untersuchungen angestellt, die zur systematischen Gliederung und zur Frage der Entstehung der Formen ihren Beitrag liefern sollen.

Vergleichende Kulturversuche wurden in der *Beccabunga*gruppe schon von E. Krösche[2]) ausgeführt, der die in Westbraunschweig vorkommenden Formen der *V. Anagallis* und *V. aquatica* beschrieb, und dessen Diagnosen sich nicht nur auf eingehende Untersuchungen am Standort, sondern zum großen Teil auch auf mehrjährige Beobachtungen an kultivierten Sämlings- und Stecklingspflanzen stützen. Es ist jedoch klar, daß diese Versuche bei der weltweiten Verbreitung der beiden Formenkreise und bei dem großen Formenreichtum anderer, von Krösche nicht berücksichtigter Arten der Sektion einer späteren Untersuchung noch weiten Spielraum freiließen.

Neben Versuchen zur Prüfung der Erbkonstanz wurden mit den Formen, von denen mir lebendes Material zur Verfügung stand, auch

1) Rep. spec. nov. Beih. XC.

2) E. Krösche, Zum Formenkreis von *V. Anagallis* und *V. aquatica*. Allg. Bot. Zeitschr. 18, 1912.

hybridologische und zytologische Untersuchungen ausgeführt. Auf allen Gebieten bleibt jedoch noch viel zu tun übrig.

Für die Anregung zur Bearbeitung der *Beccabunga*gruppe bin ich Herrn Prof. Dr. E. Lehmann zu Dank verpflichtet. Für gütige Beihilfe bei der Beschaffung des Materials danke ich den Herren Dr. A. Boros-Budapest, Prof. Dr. L. W. Carrisso-Coimbra; Dr. W. Iljin-Leningrad, E. Krösche-Stadtoldendorf, Dr. Maire-Algier. Die Aufnahmen 2, 3, 11 und 12 verdanke ich Herrn Dr. W. Jacob-Tübingen.

A. Allgemeine Beschreibung der Sektion Beccabunga sens. str.

Alle Arten der Sektion *Beccabunga sens. str.* sind Uferpflanzen — vorwiegend der nördlichen Hemisphäre —, die in ihren Lebenserscheinungen mancherlei Besonderheiten aufweisen.

Je nach dem Grade der Feuchtigkeit des Standorts kommt es bei ihnen, wie bei vielen uferbewohnenden Arten anderer Gattungen, zur Ausbildung verschiedener — z. T. stark voneinander abweichender — Modifikationen, die bei *V. Beccabunga*, *V. Anagallis*, *V. aquatica* und *V. anagalloides* von Glück (III, 271ff.) eingehend untersucht und beschrieben wurden. Die üppigste Entwicklung zeigen bei den von Glück untersuchten und bei den weiteren, von mir kultivierten Arten der Sektion die Seichtwasserformen (unterer Teil der Pflanze submers, oberer Teil emers). Die Landformen sind gegenüber den Seichtwasserformen in mehr oder weniger hohem Maße reduziert. An trockenen Stellen — so an den Standorten, welche vom „Bidentetum tripartiti" bewohnt werden — kommt es häufig zur Ausbildung von Zwergformen. Völlig submerse Formen, bei denen die Blütenbildung unterbleibt, wurden von *V. Anagallis*, *V. aquatica*, *V. anagalloides* und *V. Beccabunga* beschrieben. Bei den zwei erstgenannten Arten zog ich die submerse Form mehrfach durch geeignete Kultur aus Landsämlingen (vgl. S. 339ff.). Neben den Feuchtigkeitsverhältnissen ist vor allem das Licht bei der Ausbildung von Standortsformen wirksam.

Die Abgrenzung dieser durch äußere Einflüsse bedingten Formen von den erblichen Kleinrassen, deren Zahl bei verschiedenen Arten sehr groß ist, ist mit Sicherheit meist nur durch Kulturversuche möglich.

Die Lebensdauer ist bei den einzelnen Arten verschieden. *V. Beccabunga* ist ohne Rücksicht auf den Standort mehrjährig, ebenso *V. Americana*. Bei *V. Anagallis* gingen die von mir im Frühjahr aus Samen gezogenen, dann auf dem Lande kultivierten Exemplare im

darauffolgenden Winter regelmäßig ein; dagegen kann die submerse Form die kalte Jahreszeit über in Vegetation bleiben (vgl. Glück, III, 606). *Veronica aquatica* verhält sich ähnlich. *V. anagalloides* ist nach Glück stets einjährig.

Die Vermehrung erfolgt bei einigen Arten sehr häufig auf vegetativem Wege. Hierüber schreibt Sernander (S. 221) — ins Deutsche übertragen:

„Wenn *V. Anagallis* im Herbst überschwemmt wird, was infolge des Standorts der Art äußerst oft geschieht, tritt folgendes ein: Die ganze Pflanze löst sich sozusagen in Brutknospen auf. Von den Blattwinkeln der Seitensprosse gehen Brutknospen aus in Form von 2—8 cm langen wintergrünen Laubblattsprossen mit spröden Achsen und einigen Nebenwurzeln an den Knoten. Auch die Spitzen der Muttersprosse werden in dergleichen wurzelführende Brutknospen umgewandelt. Diese Brutknospen lösen sich leicht und kommen in der Herbst- und Winterdrift[1]) zahlreich zu den Standorten der Art. Ich habe im Vorwinter . . . nahezu halbmeterhohe untergetauchte Exemplare wahrgenommen und beobachtet, wie von der üppigen Knospenkrone die mehr als 50fach hervorgebrachten Brutknospen eine nach der andern von der Strömung losgelöst wurden" (vgl. auch deutsche Zusammenf. S. 449).

Die Angaben Sernanders über die vegetative Vermehrung der *V. Beccabunga* (S. 221) lauten etwa wie folgt:

„Die niederliegenden, an der Spitze aufsteigenden Langtriebe sterben von hinten her schnell ab. Dadurch werden eine Menge von vegetativen Seitensprossen isoliert, welche sich dann vollständig wie Brustknospen verhalten, schnell weiterwachsen und immer neue Brutknospen-Generationen isolieren. ... Die Ablösung der wintergrünen Brutknospen beginnt im Herbst und setzt sich an günstigen Orten den ganzen Winter hindurch fort. *V. Beccabunga* ist auch in Form von ganzen Sproßkomplexen und isolierten Brutknospen eine gewöhnliche Erscheinung in der Herbst-, Winter- und Frühjahr-Süßwasserdrift."

Eigene Beobachtungen, die ich im Herbst 1933 und im Frühjahr 1931 machte, stimmen mit diesen Angaben Sernanders überein. Pflanzen der *V. Anagallis*, die unter wechselnden Wasserstandsverhältnissen in einem Bassin kultiviert worden waren, lösten sich durch Abbrechen der Seitensprosse und Auseinanderbrechen der Stengel in zahlreiche — meist beblätterte —, auf dem Wasser herumschwimmende Teilstücke von verschiedener Größe auf. Die noch unversehrten Stengel brachen oft bei der geringsten Berührung auseinander. Bei submers kultivierten Exemplaren der *V. aquatica* lösten sich gegen den Herbst hin verschiedentlich einzelne Seitentriebe von den Pflanzen los. In einigen Fällen faulte der Hauptstengel an der Basis durch, die Pflanzen schwammen dann an der Oberfläche. Die Stengel dieser Exemplare

1) Auf dem Wasser treibend.

waren oft an bestimmten Stellen äußerst brüchig, und die Pflanzen zerfielen mit der Zeit in zahlreiche Teilstücke. (Ähnlich verhielten sich im Sommer 1931 submerse Exemplare der *V. Anagallis*.)

Im Frühjahr 1931 fand ich in Bächen und Altwässern bei Tübingen und Besigheim unter den auf der Oberfläche treibenden Vermehrungssprossen verschiedener Pflanzen (*Mentha aquatica*, *Myosotis scorpioides*, *Nasturtium officinale*, *Lycopus europaeus*, *Epilobium hirsutum*, *Scutellaria galericulata* u. a.) häufig in Massen solche von *V. Beccabunga*, seltener von *V. Anagallis*. Aus diesen Sproßstücken ließen sich leicht normale blühende und fruchtende Pflanzen heranziehen.

Für die Regeneration sind die Beiwurzeln von großer Bedeutung, welche an jedem Knoten, der mit Wasser oder feuchter Erde in Berührung kommt, in großer Zahl gebildet werden können. Ein einzelner Knoten kann so bei *V. Beccabunga* eine ganze Pflanze regenerieren (Wettstein, Beih. Bot. Zentralbl. XX, 1906, 2. Abt., 15). Auch an den Infloreszenzen können Adventivwurzeln gebildet werden. So beobachtete ich an Fruchttrauben der *V. Anagallis*, die unter Wasser geraten waren, Adventivwurzeln, die der Traubenspindel bzw. dem Kelchgrund entsprangen. Nach Klebs (S. 78) kann man bei *V. Anagallis* leicht lebhafte Bildung vegetativer Sprosse aus den Tragblattachseln der Infloreszenzen hervorrufen. Bei *V. Beccabunga* können sich die Spitzen der Infloreszenzen leicht als vegetative wurzelnde Sprosse weiter entwickeln (Glück 614, Klebs 76). Unter bestimmten Bedingungen konnte Klebs übrigens auch abgetrennte, sich bewurzelnde Infloreszenzen der *V. Anagallis* monatelang ohne irgendeine auffallende Veränderung ihrer morphologischen Eigenschaften – als normal weiterblühende Infloreszenzen — kultivieren; eine derselben erreichte eine Länge von 82 cm (Klebs S. 117ff.).

Bei der sexuellen Fortpflanzung spielt offenbar Selbstbefruchtung eine große Rolle (vgl. S. 345/6).

An der Verbreitung der Samen ist das Wasser beteiligt. Die Kapseln öffnen sich, wenn sie vom Regen durchnäßt sind. Dabei spreizen die Kapselklappen besonders stark bei den Arten mit breiten Kapseln (z. B. *V. aquatica* und *V. Americana*). Die Samen der *V. Anagallis* werden nach Beobachtungen Kerners (II, 621) häufig durch Vögel, die zur Tränke an die Ufer der Gewässer kommen, an Füßen, Schnäbeln und Gefieder mit anklebenden Schlammteilchen mitgeschleppt.

Die Keimung kann sofort nach dem Ausreifen der Samen erfolgen. Licht fördert die Keimung (Lehmann, Zeitschr. f. Bot. XI, 1919, 170, und Kinzel, Tab. 25).

Die anatomischen Verhältnisse der Arten unserer Gruppe, die verschiedene Anpassungen an den feuchten Standort erkennen lassen, werden zur Zeit im Rahmen einer auf die Gesamtgattung sich erstreckenden Arbeit im hiesigen Institut untersucht, so daß wir hier auf die Darstellung derselben verzichten können.

B. Kultur- und Kreuzungsversuche.

I. Methode.

Die Aussaat der Versuchspflanzen erfolgte 1931, 1932 und 1933 Ende Februar bis Anfang März, 1934 Ende März, im Warmhaus. Die Samen wurden zur Keimung auf feuchtes Filtrierpapier in Petrischalen gebracht, die jungen Pflanzen sofort nach der Keimung in Töpfe pikiert und 4—6 Wochen im Kalthaus kultiviert. Dann wurden sie zum zweitenmal vereinzelt und in Anzuchtkästen gebracht. Anfang Mai — 1934 Ende Mai — pflanzte ich den größten Teil der Sämlinge auf Versuchsfelder, die übrigen in Bassins mit meist etwa 15 cm Wassertiefe; 1931 und 1933 zog ich außerdem eine größere Anzahl Pflanzen unter Wasser auf. 1931, 1932 und 1933 benützte ich ein etwas beschattetes Versuchsfeld, 1934 ein völlig freigelegenes. Die auf dem Feld kultivierten Pflanzen wurden bei trockenem Wetter oft und reichlich gegossen und kamen gut zur Entwicklung, blieben aber stets hinter den im seichten Wasser kultivierten zurück. Die Land- und Seichtwasserformen der *V. Beccabunga* und *V. Americana* blieben den Winter über am Leben, während die übrigen Arten eingingen. Einige Kombinationen wurden als Stecklinge im Kasten überwintert.

Im Sommer 1933 schädigten die in großen Mengen auftretenden Larven der Blattwespe *Attalia lineolata* Lep.[1]) meine Kulturen. Im Spätherbst desselben Jahres wurden die Kapseln mehrerer Pflanzen von Pilzen[2]) befallen. Eine Verminderung der Fruchtbarkeit war nicht zu beobachten. Wenig Schaden machte auch der Rüsselkäfer *Gymnetron villosulum* Gyll., der die Kapseln in große Fruchtgallen verwandelt.

Alle von mir kultivierten Arten waren in hohem Maße selbstfertil. Um selbstbestäubten Samen zu erhalten, genügte es, einzelne Blütentrauben oder Sproßteile mit mehreren Blütentrauben in Säckchen aus Glasbatist zu isolieren. Der Samenansatz war dann ohne künstliche Nachhilfe stets ebenso reichlich wie bei freier Bestäubung.

Auch bei den Kreuzungen wurden einzelne Blütentrauben oder Sproßteile mit mehreren Blütentrauben in Säckchen isoliert.

Die Reifeteilungen des Pollens setzen bei den untersuchten Arten früh ein und verlaufen offenbar rasch. Daher finden sich schon in sehr jungen Antheren reife Pollenkörner. Da nun die Narbe meist schon einige Zeit vor der Entfaltung der Blumenblätter mehr oder weniger bestäubungsfähig ist, und bei der Kastration die Antheren später leicht zum Platzen gebracht werden, mußten die Blütenknospen schon in jungen Stadien kastriert werden. Besonders mühsam war die Kastration bei *V. aquatica* und — in Anbetracht der sehr kleinen Blüten — bei *V. anagalloides*.

Zur Untersuchung der Erbbeständigkeit einzelner Merkmale (Blattbreite, Blütengröße, Fruchtstiellänge und Insertionsdichte der Fruchtstiele) wurden Messungen ausgeführt. Die Mittelwerte sind S. 337ff. in Tabellen vereinigt.

II. Beschreibung der kultivierten Rassen.

Bei den Arten, von welchen mehrere Rassen kultiviert wurden, lasse ich der Rassenbeschreibung eine kurze Artdiagnose und eine Übersicht über die wichtigsten Formen vorausgehen.

1) Die Bestimmung verdanke ich Herrn Gerstner von der Württ. Naturaliensammlung.

2) Nach der freundlichen Mitteilung von Frl. Dr. Mittmann handelte es sich dabei um zwei verschiedene, wegen ihres unvollkommenen Zustandes nicht bestimmbare Arten, von denen jedoch keine mit der 1899 von Vestergren auf der Insel Ösel in Kapseln der *V. aquatica* gefundenen *Botrytis capsularum* Bres. et Vestergr., Bot. Not. 1902, 116, identisch ist.

1. Veronica Anagallis (L.)[1]).

Stengel kahl (vgl. aber var. *elata*), hohl, selten (bei der Landform) = markig. Blätter des Sämlings: Die auf das Keimblatt folgenden Paare in größerer Zahl gestielt (an der Hauptachse etwa 5—8) mit eiförmiger bis rundlich-eiförmiger, meist deutlich abgesetzter Spreite. Blätter der erwachsenen Pflanze länglich, eiförmig oder ei-lanzettlich, mittlere und obere mit seicht herzförmiger Basis sitzend bis halbstengelumfassend, unterstes oder unterste Blattpaare oft kurzgestielt, ebenso bisweilen die Blätter der Seitenzweige. Blüten (bei den einzelnen Rassen von verschiedener Größe, Farbe und Zeichnung) 4—7 mm breit, hellviolett bis blaßlila mit rötlich violetten Adern, selten blaßrosa. Fruchtstiele schlank, in spitzem oder = weitem Winkel von der Spindel abstehend (vgl. Unterarten!), oft stark der Achse zugekrümmt, mehr oder weniger dicht inseriert. Deckblätter kürzer, seltener so lang oder länger als die Fruchtstiele. Kapseln rundlich-oval bis fast kreisrundlich, meist ein wenig länger als breit. Kelchblätter: vgl. die Rassenbeschreibungen!

Europa, Asien, N.-, O.- u. S.-Afrika, N.-Amerika, einige Gebiete S.-Amerikas, Neuseeland.

1. subsp. genuina Krösche[2]).

Fruchtstiele steil schräg aufwärts gerichtet und ± stark der Spindel zugekrümmt, meist dicht inseriert. Infloreszenzen meist völlig kahl. Blüten bei einigen Formen blaßrosa mit rötlichen Adern, wie bei *V. aquatica* Bernh. Blätter meist breit.

f. grandiflora Krösche.

f. vestita Krösche.

2. subsp. divaricata Krösche.

Fruchtstiele etwas schräg (aufwärts) bis mehr oder weniger wagrecht von der Spindel abstehend, gerade bis mäßig stark gekrümmt, dichter oder lockerer inseriert (fast stets dichter als bei *V. aquatica*). Reife Fruchttraube mäßig bis sehr gespreizt. Blätter im Durchschnitt etwas schmäler als bei subsp. *genuina*.

a) *f. typica* Krösche.

Trauben dicht drüsig behaart.

b) *f. contigua* Krösche.

Trauben spärlich drüsig behaart bis ± kahl.

c) Formen mit stark zugespitzten, spitzen Kapseln.

3. var. nilotica Uechtr.

4. var. elata Hoffm.

Stengel ± kurzhaarig.

5. Standortsformen:

f. submersa Glück.

Pflanze untergetaucht. Stengel kahl, schlaff, in der Regel reich verzweigt. Blätter sehr dünn, durchsichtig, eilänglich bis länglich, meist am Grunde stark verschmälert. Blütenbildung völlig unterdrückt.

---

1) Linné schreibt „*V. Anagallis* ▽". Das Symbol ▽ bedeutet „*aquatica*", die Art heißt bei Linné also *Veronica Anagallis aquatica* (vgl. Internat. Regeln der Bot. Nomenkl., Art. 26, Beispiele!). Dieser unregelmäßig gebildete Name wurde von späteren Autoren in „*Veronica Anagallis*" abgeändert. Wir gebrauchen hier aus Gründen der Übersichtlichkeit (hybridologischer Teil!) die abgeänderte Bezeichnung.

2) Die 1912 aufgestellten Formen Krösches wurden nach einer eingehenden brieflichen Aussprache von Herrn Krösche und mir neu gruppiert. Näheres in meiner

f. tenerrima (Schmidt) Vahl.
Kümmerform trockener oder nährstoffarmer Orte.
f. limosa Krösche.
Blattstielbildung stark gefördert.

Rasse I.

(V. Anag. subsp. *genuina* Kr.), Fig. 2, Taf. II. A. c.

Herkunft: Steinlachtal bei Tübingen. Aus frei bestäubten Samen der nur etwa 5 cm hohen Mutterpflanze wurden 1932 einige in allen Eigenschaften völlig gleiche Exemplare aufgezogen. Zwei davon wurden selbstbestäubt. Die SF_1[1]) (1933) und SF_2 (1934) beider Pflanzen war völlig homogen. Die Exemplare der SF_2 lieferten bei Selbstbestäubung wiederum reichlich Samen. Zwischen den beiden reinen Linien waren keine Unterschiede bemerkbar.

Fruchtstiele 4—5 mm lang (vgl. auch Tab. S. 338), steil schräg aufwärts gerichtet und ± stark der Spindel zugekrümmt, dicht inseriert (vgl. Tab. S. 337). Infloreszenzen kahl. Trauben der Landform bis 70blütig. Blüten (Taf. II. A. c) (4) 4.5—5.5 (6) mm breit, sehr blaß lila, zart geadert. Kelchblätter lineallanzettlich. Kapseln etwas länger als breit, 2,7—3,2 mm lang und 2.3—3,0 mm breit. Wuchs der Landform: Hauptachse aufrecht, am Grunde mit wenigen, kurzen, nur zum Teil an der Basis wurzelnden Seitenzweigen. Höhe der Landform (im Versuchsfeld) 1932: 40 bis 60 cm, 1933: 35—65 cm, 1934: 30—35 cm. Stengel kahl.

Nach den Ergebnissen der hybridologischen Untersuchungen besitzt die phänotypisch völlig kahle Rasse I den Erbfaktor für dichtdrüsige Infloreszenzen und Stengel (vgl. S. 337).

Rasse II.

(*V. Anag.* subsp. *genuina* Kr. *f. typica* Kr)[2])

Herkunft: Wangelnstedt in Westbraunschweig. Aus frei bestäubten Samen einer von Herrn E. Krösche gesammelten Pflanze wurden 1934 10 völlig gleiche Exemplare aufgezogen.

Blüten größer als bei Rasse I, (5.5) 6—6.5 mm breit, sehr blaß rötlichlila mit zarten rötlichen Adern. Wuchs der Landform: Hauptachse kurz, aufrecht, im basalen Teil mit sehr zahlreichen, aus wurzelndem Grunde aufsteigenden Seitentrieben, die meist die Höhe der Hauptachse erreichen. Im übrigen vgl. die Beschreibung Krösches (S. 82).

Rasse III.

(*V. Anag.* subsp. *divaricata* Kr. *f. contigua* Kr.) Fig. 1, 2, 3, 13, Taf. II. A. a.

Herkunft: Botanischer Garten Tübingen. Aus der 1931 aufgezogenen Stammpopulation wurden zwei völlig gleiche Exemplare herausgegriffen und selbstbestäubt. Die Nachkommenschaft beider Pflanzen war völlig homogen; zwischen den beiden reinen Linien waren keine Unterschiede bemerkbar (höchstens äußerst geringe in der Form der Kronblätter). Von der einen Stammpflanze wurde nur die SF_1 (1932),

systematischen Arbeit (Rep. spec. Nov. Beih. XC). Dort auch eingehendere Beschreibungen der Arten und ausführliche Verbreitungsangaben.

1) SF_1, SF_2, SF_3 usw. = 1., 2., 3. Filialgeneration einer reinen Linie. (S für: selbstbestäubt). Dabei wurde bei der Mutterpflanze und bei je einem Exemplar jeder Filialgeneration durch Einbinden einiger Infloreszenzen selbstbestäubter Samen gewonnen.

2) Vgl. Krösche S. 82. Die f. *typica* wurde von mir mit Genehmigung des Autors eingezogen.

von der andern auch die SF_2 (1933) und SF_3 (1934) aufgezogen. Die Exemplare der letzteren lieferten bei Selbstbestäubung wiederum reichlich Samen.

Derselben Population wie die Stammpflanzen der Rasse III wurde auch die Stammpflanze der Rasse IX und die S. 335 genannte Nr. 19 entnommen.

Fruchtstiele 4—7 mm lang (vgl. auch Tab. S. 338), ziemlich weit bis ± wagrecht abstehend, gerade oder mäßig stark gekrümmt, ziemlich dicht inseriert (vgl. Tab. S. 337). Infloreszenzen abgesehen von wenigen vereinzelten Drüsenhaaren auf Blütenstielen und Kelchgrund (selten auch auf der Spindel) kahl. Trauben der Landform meist 30—60 (bis 80)blütig. Blüten (Taf. II. A. a) groß, 6—7,5 (8) mm breit, hell - bläulichviolett mit kräftigen dunkelvioletten Adern. Kelchblätter aus wenig verschmälerter Basis lanzettlich. Kapseln (Fig. 3 a) meist mehr oder weniger solang wie breit, 2,7—4 mm lang und breit. Griffel 2—2,5 mm lang. Wuchs der Landform: Hauptachse aufrecht, mehrere untere Seitenzweige aus wurzelndem Grunde aufsteigend bis aufrecht, meist die Höhe der Hauptachse ± erreichend. Höhe der Landform (im Versuchsfeld) 1932 40—75 cm; 1933 45—80 cm; 1934 30—35 cm. Stengel kahl.

Fig. 1. *Veronica Anagallis*. Gleich alte Exemplare (Landform) der Rasse VI (links) und der Rasse III (rechts), zu Beginn der Blütezeit.

Die jungen Pflanzen der Rasse III zeigten gegenüber denen der Rasse I und VI eine größere Neigung zur Blattstielbildung. Der Unterschied war ebenso deutlich bei den ins Versuchsland ausgesetzten Pflanzen wie bei den im Gewächshaus belassenen, wo die Blattstielbildung wesentlich stärker war als im Freiland.

Rasse IV.

(*V. Anag.* subsp. *divaricata* Kr. f. *contigua* Kr.)

Herkunft: Botanischer Garten Paris. Aus der 1933 aufgezogenen Stammpopulation wurde ein Exemplar selbstbestäubt. Die SF_1 (1934) war völlig homogen.

Blüten meist 6—6,5 mm breit, Grundfarbe wie bei Rasse III, aber Adern viel blasser, kaum hervortretend. Sonst wie Rasse III. Höhe der Landform (im Versuchsfeld) 1933 50—60 cm; 1934 35—50 cm.

Rasse V.

(*V. Anag.* subsp. *divaricata* Kr. f. *contigua* Kr.)

Herkunft: Inota Komitat Fejer, Ungarn. Aus Samen, die Herr Dr. A. Boros, Budapest, im Sommer 1932 sammelte, wurden 1933 27 unter sich völlig gleiche Exemplare aufgezogen. (Vgl. das bei *V. scardica* (S. 322 Gesagte.) Die SF_1 einer dieser Pflanzen (1934) war völlig homogen.

Fruchtstiele (3) 4—6 mm lang, Stellung und Insertion etwa wie bei Rasse VI (s. unten). Infloreszenzen kahl. Blüten 5—6 mm breit, hellrötlichlila, mit zarten rötlichvioletten Adern. Kelchblätter aus wenig verschmälerter Basis lanzettlich, ziemlich schwach zugespitzt. Kapseln etwas länger als breit. Griffel 1,5—2 mm lang. Wuchs der Landform ähnlich wie bei Rasse VI. Höhe der Landform (im Versuchsfeld) 1933 25—45 cm; 1934 20—30 cm. Stengel kahl.

Rasse VI.

(*V. Anag.* subsp. *divaricata* Kr. *f. typica* Kr.) Fig. 1, 2, 3, 11, 12, Taf. II. A. b.

Herkunft: Botanischer Garten München. Aus der 1931 aufgezogenen Stammpopulation wurden vier völlig gleiche Exemplare herausgegriffen und selbstbestäubt. Die Nachkommenschaft dieser vier Pflanzen war völlig homogen; zwischen den vier reinen Linien waren keine Unterschiede bemerkbar. Von 2 Stammpflanzen wurde nur die SF_1 (1932), von den übrigen auch die SF_2 (1933) und SF_3 (1934) aufgezogen. Die Exemplare der letzteren lieferten bei Selbstbestäubung wiederum reichlich Samen.

Fruchtstiele 3—5 mm lang (vgl. auch Tab. S. 338), ± spitzwinklig bis fast wagrecht abstehend, gerade oder wenig gekrümmt, ziemlich locker inseriert (vgl. Tab. S. 337). Infloreszenzen dicht drüsig (Drüsenhaare auf Spindeln, Blüten- und Fruchtstielen, Kelchen und Kapseln). Trauben der Landform meist 30—45blütig, die der Seichtwasserform bis 65blütig. Blüten (Taf. II. A. b.) 4,5—6 mm breit, hellrötlichlila mit zarten, rötlichvioletten Adern. Kelchblätter rhombisch-lanzettlich bis lanzettlich. Kapseln (Fig. 3 b) deutlich länger als breit, 3,2—4 mm lang, und 2,7—3,5 mm breit. Griffel 1,5—2 mm lang. Wuchs der Landform: Hauptachse kurz, aufrecht, im basalen Teil mit sehr zahlreichen, an den Knoten wurzelnden Seitentrieben. Seitenzweige 1. Ordnung die Hauptachse oft überragend. Höhe der Landform 1932 20—35 cm; 1933 10—20 cm; 1934 10—20 cm. Höhe der Seichtwasserform (Wassertiefe ca 15 cm) 1931 40—60 cm; 1932 40—65 cm; Stengel kahl.

Rasse VI a.

Herkunft: Neuburg a. D. Aus frei bestäubten Samen einer 1931 gesammelten Pflanze zog ich 1932 einige Exemplare auf, die mit denen der oben beschriebenen Rasse VI völlig übereinstimmten.

Rasse VII.

(*V. Anag.* subsp. *divaricata* Kr. f. *typica* Kr.)

Herkunft: Fürstbach bei Betzingen (Reutlingen). Aus frei bestäubten Samen wurden 1932 20 unter sich und mit der Elternpflanze völlig übereinstimmende Pflanzen aufgezogen. Von einem dieser Exemplare wurden wiederum frei bestäubte Samen gesammelt und 1933 daraus 25 Exemplare teils auf dem Versuchsfeld, teils im Seichtwasserbassin neben Pflanzen der Rasse VI kultiviert.

Blätter besonders bei der Seichtwasserform schmäler als bei Rasse VI, jedoch breiter, kürzer und stumpfer als bei *V. aquatica*; bei der Seichtwasserform bis in die Blütenregion hinauf an der Basis stark, oft stielartig verschmälert (Fig. 4). Fruchtstiele dichter inseriert als bei Rasse VI. Sonst völlig wie Rasse VI. Höhe der Landform 1933: 15—30 cm.

Rasse VIII.

(*V. Anag.* subsp. *divaricata* Kr. f. *typica* Kr.)

Herkunft: Wangelnstedt (Westbraunschweig). Ein am 4. VII. 1933 von Herrn E. Krösche gesammeltes und lebend übersandtes Exemplar wurde bis Ende Juli 1934 weiterkultiviert. Außerdem zog ich im Sommer 1934 aus Samen eines mir von Herrn Krösche gesammelten Exsikkates 10 Exemplare auf.

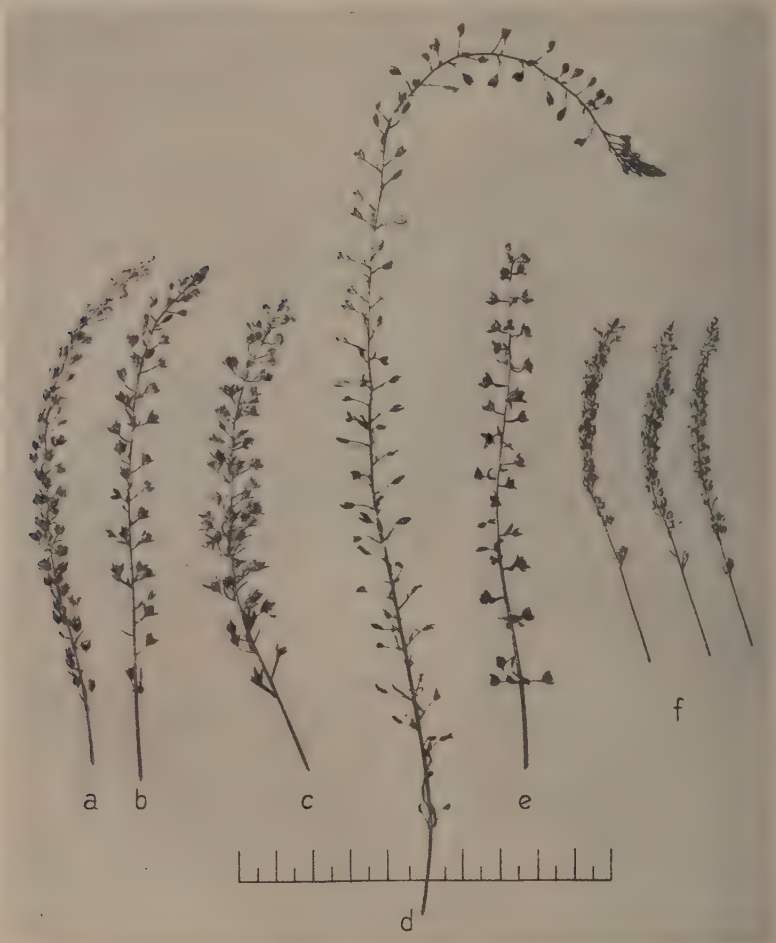


Fig. 2. Fruchttrauben: a *V. Anagallis* Rasse I (subsp. *genuina*); b *V. Anagallis* Rasse VI (subsp. *divaricata*); c *V. Anagallis* Rasse III (subsp. *divaricata*); d Bastard *V. Anagallis* Rasse III × *V. aquatica* Rasse I; e *V. aquatica* Rasse I (subsp. *laticarpa*); f *V. oxycarpa* var. *Turcmenica*.

Fruchtstiele etwas mehr rechtwinklig abstehend als bei Rasse VI. Infloreszenzen dicht drüsig behaart. Blüten in der Form von denen der Rasse VI verschieden. Kelchblätter schmallanzettlich. Wuchs der Landform wie bei Rasse VI. Höhe der Landform 1934 etwa 10 cm.

Rasse IX.

(*V. Anag.* subsp. *divaricata* c.)

Herkunft: Botanischer Garten Tübingen. In der 1931 aufgezogenen Population, welcher die Rasse III entstammt, befand sich ein Exemplar, das sich von den übrigen durch sehr lang- und stark zugespitzte Kapseln unterschied. Die Pflanze wurde selbstbestäubt. Von den 1932 aufgezogenen, jedoch nicht näher untersuchten Nachkommen, wurde wiederum ein Exemplar selbstbestäubt. In der 2. und 3. Filialgeneration (1933 u. 1934) trat eine Aufspaltung nach der Kapselform auf, in allen übrigen Merkmalen herrschte völlige Einheitlichkeit.

Tracht der Fruchttrauben wie bei Rasse III. Infloreszenzen zerstreut bis ziemlich dicht drüsenhaarig. (Drüsenhaare viel kleiner als bei Rasse VI.) Blüten äußerst ähnlich denen der Rasse III, ein wenig rötlicher violett, unterstes Kronblatt und unterer Teil der seitlichen Kronblätter etwas blasser, mit kaum hervortretenden Adern. In der Form der Kapseln traten Verschiedenheiten auf:

2. Generation: Von den 32 Exemplaren der 2. Generation (Kapselform der Mutterpflanze nicht näher bekannt) besaßen 22 sehr lang- und stark zugespitzte (Fig. 3 c), die übrigen 10 schwach zugespitzte oder ± abgerundete Kapseln.

3. Generation: Die 45 Nachkommen eines Exemplars mit schwach zugespitzten Kapseln besaßen sämtliche die Früchte der Elternpflanze. Von den 60 Nachkommen eines spitzfrüchtigen Exemplars dagegen besaßen 38 lang und stark zugespitzte, 22 schwach zugespitzte oder ± abgerundete Kapseln.

Bei den spitzkapseligen Exemplaren war die Fertilität oft ziemlich stark gehemmt. Die Grenzen zwischen den beiden Kapselformen waren wenig scharf.

Von der var. *nilotica* stand mir kein lebendes Material zur Verfügung; von der var. *elata* erhielt ich im Sommer 1934 von Herrn Dr. Maire-Algier Samen aus Nord-West-Afrika, sie konnten leider für die vorliegenden Untersuchungen noch nicht nutzbar gemacht werden.

2. Veronica aquatica Bernh.

1. subsp. laticarpa Krösche.

Stengel hohl, selten (bei der Landform) ± markig, rötlich überlaufen. Blätter des Sämlings: Nur das 1.—2. (3). den Keimblättern folgende Paar in einen kurzen Stiel ausgezogen, die folgenden sitzend, Spreite schmal, elliptisch bis länglich lanzettlich. Blätter der erwachsenen Pflanze schmäler als bei *V. Anagallis*, schmal länglich bis länglich- oder lang-eilanzettlich, stets sitzend, halbstengelumfassend. Blüten 4 bis 6 mm breit, blaß rosa bis weiß, mit rötlichen Adern. Fruchtstiele kürzer als bei *V. Anagallis* (vgl. Tab. S. 338), derber, ± wagrecht von der Spindel abstehend, gerade oder dicht unter der Kapsel nach oben gebogen, locker inseriert (vgl. Tab. S. 337). Deckblätter so lang oder länger als die Fruchtstiele. Kapseln in der Regel etwas breiter als lang, Kelchblätter stumpflich.

Europa, N.- u. O.-Afrika, N.-Amerika.

var. *dasypoda* Uechtr.

Rassen, die unter bestimmten Außenbedingungen am Stengel eine zottige, drüsenlose Behaarung ausbilden (vgl. Rasse I, Umbildungsversuch II, S. 340).

var. *glabra* Kloos.

Rassen ohne oder mit schwach ausgebildeter Erbanlage für zottige drüsenlose Stengelbehaarung (vgl. Rasse III; Umbildungsversuch II, S. 340).

f. *glandulifera* (Celak.) Beck.

Infloreszenzen drüsig (Rasse I und III).

f. *laevipes* (Celak.) Beck.

Infloreszenzen kahl (Rasse II).

Beide Formen kommen innerhalb der var. *dasypoda* vor; von der var. *glabra* wurde bislang nur die f. *glandulifera* beobachtet.

Standortsformen:

f. *submersa* Glück.

Pflanze untergetaucht. Stengel ± kahl (vgl. var. *glabra*) oder dicht zottig behaart (vgl. var. *dasypoda*) (Umbildungsversuch II, S. 340), schlaff, nicht oder wenig verzweigt. Blätter sehr dünn durchscheinend oder durchsichtig, länglich bis lineallanzettlich, mit halbstengelumfassender Basis sitzend. Blütenbildung völlig unterdrückt.

f. *minor* Junge.

Kümmerform trockener Orte.

2. var. Lusitana.

Beschreibung s. Rep. spec. nov. Beih. XC. Vorläufige Beschreibung siehe unten bei Rasse IV.

Rasse I.

(*V. aq.* subsp. *laticarpa* Kr. var. *dasypoda* Uechtr. f. *glandulifera* Beck) Fig. 2, 3, 11, 12, 13, Taf. II, A. e.

Herkunft: Botanischer Garten Tübingen. Aus der 1931 aufgezogenen Stammpopulation wurden 6 völlig gleiche Pflanzen herausgegriffen und selbstbestäubt. Die Nachkommenschaft dieser 6 Exemplare war völlig homogen; zwischen den 6 reinen Linien waren keine Unterschiede bemerkbar. Von 4 Stammpflanzen wurde nur die SF_1, von den zwei übrigen auch die SF_2 (1933) und SF_3 (1934) aufgezogen. Die Exemplare der letzteren lieferten bei Selbstbestäubung wiederum reichlich Samen.

Fruchtstiele (2,5)3—4,5(5) mm lang (vgl. Tab. S. 338, Insertion vgl. Tab. S. 337). Infloreszenzen drüsig behaart (Spindel unregelmäßig, in den oberen Teilen der Traube äußerst dicht, drüsig behaart, Blüten- und Fruchtstiele mehr oder weniger dicht, Kapseln stets gleichmäßig dicht drüsig behaart, Kelche ± kahl. Die Drüsenhaare auf den Spindeln sind deutlich länger als bei *V. Anagallis* Rasse VI und besitzen größere Köpfchen). Trauben der Landform meist 25- bis 35blütig. Kapseln (Fig. 3 d) (in frischem Zustand gemessen) 2,7—3,2 mm lang und 2,8—3,4 mm breit. Wuchs der Landform: Hauptachse aufsteigend bis aufrecht, an der Basis mit zahlreichen, an den Knoten wurzelnden, aufsteigenden Seitentrieben, die oft die Hauptachse überragen. Höhe der Landform (im Versuchsland)1932 35—55 cm; 1933 25—45 cm; 1934 12—20 cm. Höhe der Seichtwasserform 1931 40—60 cm; 1932 50—70 cm. Internodien der Sämlinge vorübergehend mehr oder minder dicht mit weißen, dünnen, ca. 1 mm langen,

abstehenden, drüsenlosen Haaren bekleidet. Mittlere und obere Internodien der submersen Form dicht zottig behaart (vgl. Umbildungsversuch I u. II, S. 339/40). Stengel der Landform meist kahl.

Die Behaarung der Sämlinge wurde 1931, 1932, 1933 und 1934 an allen Exemplaren beobachtet (1933 wurden 129 Sämlinge untersucht, von denen 7 etwas schwächer behaart waren als die übrigen). Bei den im Versuchsland und im Seichtwasser kultivierten Pflanzen war später in der Regel am ganzen Stengel keine Spur mehr von der Behaarung sichtbar, nur bei einigen, in einer schattigen Ecke des Versuchslandes aufgewachsenen Pflanzen waren im Herbst 1932 die unteren Internodien etwas behaart. Bei einem im Topf kultivierten Exemplar trat 1932 an 3 Internodien des oberen Sproßteils, der längere Zeit in einem Säckchen aus Glasbatist gesteckt hatte, die zottige Behaarung auf.

Rasse Ia.

Herkunft: Neuburg a. D. Aus frei bestäubten Samen einer im Sommer 1931 gesammelten Pflanze zog ich 1932 einige Exemplare auf, die mit denen der oben beschriebenen Rasse I völlig übereinstimmten.

Rasse II.

(*V. aq.* subsp. *laticarpa* Kr. var. *dasypoda* Uechtr. f. *laevipes* Beck.)

Aus Samen einer 1931 bei Neuburg a. D. gesammelten, kahltraubigen *aquatica*-Pflanze zog ich 1932 einige Exemplare auf, die jedoch nicht näher untersucht wurden.

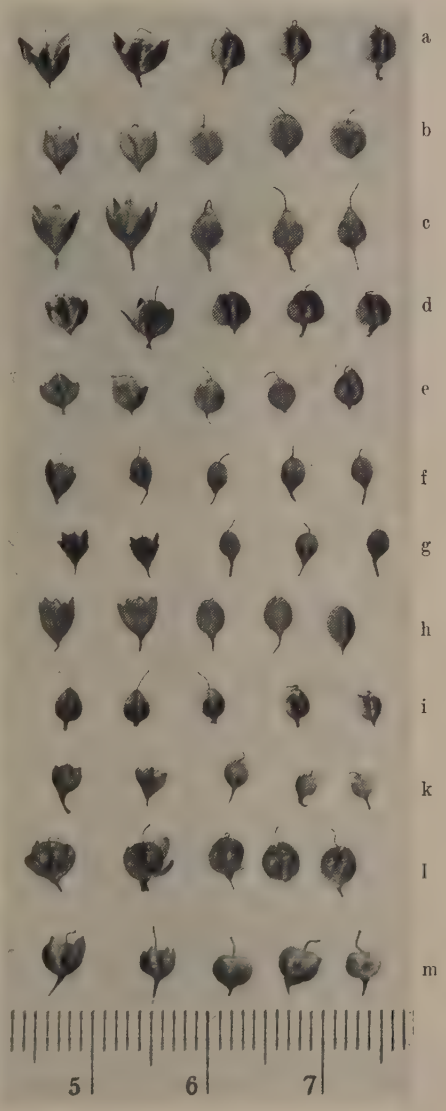


Fig. 3. Von oben nach unten: a *V. Anagallis* Rasse III; b *V. Anagallis* Rasse VI. c *V. Anagallis* Rasse IX; d *V. aquatica* Rasse I; e *V. aquatica* Rasse IV, var. *Lusitana*; f *V. anagalloides* Rasse I; g *V. anagalloides* Rasse II; h *V. anagalloides* Rasse V; i *V. oxycarpa* var. *Turcmenica*; k *V. scardica*; l *V. Beccabunga*; m *V. Americana*.

Eines wurde selbstbestäubt. Bei sämtlichen 12 Nachkommen, die ich 1933 kultivierte, waren die Fruchttrauben völlig kahl. Auffallenderweise aber besaß nur eines der 12 Exemplare Kapseln von normaler Form. Bei den übrigen 11 waren die Kapseln sehr klein und meist etwas länger als breit, 2,0—2,8 mm lang und 1,9—2,4 mm breit, die Fruchtstiele sehr kurz. Außerdem entfalteten sich die Blüten bei diesen Exemplaren —zumeist nicht richtig, sondern verkümmerten mehr oder weniger.

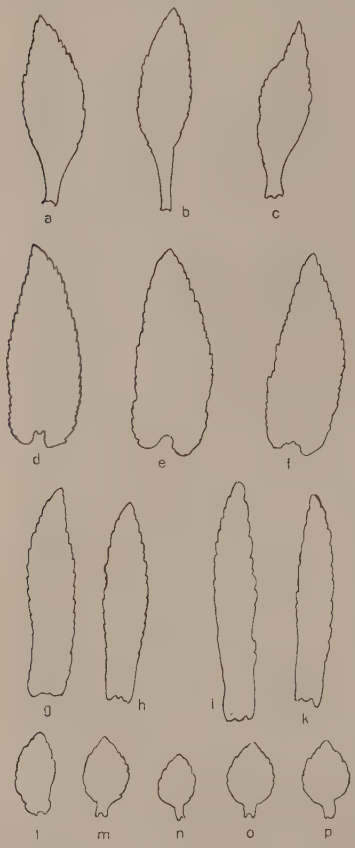


Fig. 4. a—c *V. Anagallis* Rasse VII, mittlere Stengelblätter der Seichtwasserform; d—f *V. aquatica* Rasse IV (var. *Lusitana*), mittlere Blätter der Landform; g—h *V. anagalloides* Rasse I, mittlere Blätter der Seichtwasserform; i—k *V. anagalloides* Rasse II, mittlere Blätter der Seichtwasserform; l—p *V. scardica*, mittlere und obere (*l*) Blätter der Landform. $^1/_2$ natürl. Größe.

Von beiden Formen wurden freibestäubte Samen gesammelt. Von den 35 Nachkommen des normalfrüchtigen Exemplars waren die Kapseln wiederum stets ein wenig breiter als lang und die Blüten normal ausgebildet. Von den Nachkommen der übrigen Exemplare besaßen nahezu sämtliche die kleinen Kapseln und verkümmerten Blüten der Eltern. Die Rasse muß noch weiter untersucht werden.

Rasse III.

(*V. aq.* subsp. *laticarpa* Kr. var. *glabra* Kl. f. *glandulifera* Beck.)

Herkunft: Neckarufer bei Lauffen. Aus freibestäubten Samen einer am 15. X. 1931 gesammelten Pflanze wurden 1932 einige Exemplare aufgezogen. Auch 1933 kultivierte ich die Rasse aus freibestäubten Samen weiter; ein Exemplar der völlig homogenen Population selbstete ich. Die SF_1 dieses Exemplars (1934) war ebenfalls bezüglich aller Merkmale gleichförmig.

Infloreszenzen drüsig behaart (Spindeln, Blüten- und Fruchtstiele und Kapseln dicht drüsenhaarig, Kelche ± kahl). Höhe der Landform 1933 20—32 cm. Internodien der Sämlinge völlig oder fast völlig kahl, Internodien der submersen Form ± kahl oder spärlich behaart (vgl. Umbildungsversuch II, S. 340). Stengel der Landform kahl.

Rasse IV.

(*V. aq.* var. *Lusitana*) Fig. 3, 4.

Herkunft: Portugal, Coimbra, Penedo da Meditacao. Samen dieser Rasse erhielt ich durch den Botanischen Garten Coimbra. Aus der 1933 aufgezogenen homogenen Stammpopulation wurde ein Exemplar selbstbestäubt. Die 35 SF_1-Pflanzen, die 1934 aufgezogen wurden, waren ebenfalls bezüglich sämtlicher Merkmale völlig einheitlich.

Fruchtstiele (2,5) 3—5 (7) mm lang (vgl. Tab. S. 338), sehr weit bis wagrecht abstehend, gerade oder dicht unter der Kapsel nach oben gebogen, dichter inseriert als bei subsp. *laticarpa* (vgl. Tab. S. 337). Infloreszenzen (Spindeln, Fruchtstiele, Deckblätter, Kelche und Kapseln) dicht drüsig behaart, Trauben der Landform bis 80blütig. Blüten 5,5—6,5 mm breit, sehr blaß rötlichlila mit kräftigen rotvioletten Adern. Kapseln (Fig. 3e) eirundlich, meist mehr oder weniger deutlich kurz zugespitzt, in der Regel etwas länger als breit, oder ± solang als breit, 2,8—4 mm lang und 2,6 bis 3,7 mm breit. Wuchs der Landform: Hauptachse aufrecht, untere Seitenzweige oft an den Knoten wurzelnd, aufsteigend bis aufrecht. Höhe der Landform 1934: 25—45 cm. Stengel der Sämlinge kahl, Stengel der Landform ± kahl oder oberwärts drüsenhaarig. Blätter des Sämlings in größerer Zahl gestielt als bei subsp. *laticarpa*, Blätter der erwachsenen Pflanze (Fig. 4) eilanzettlich, breiter als bei subsp. *laticarpa*, halbstengelumfassend, unterste Blattpaare und Blätter der Seitenzweige 2. Ordnung oft kurzgestielt. Nervatur der Blattunterseite oft schwach drüsenhaarig.

3. Veronica anagalloides Guss.

Stengel markig. Blätter der Sämlinge: 4—5 den Keimblättern folgende Blattpaare (des Hauptstengels) kurzgestielt, die späteren sitzend. Blätter der erwachsenen Pflanze lanzettlich bis linealisch, stets halbstengelumfassend, nicht selten in 3- (bis 4-) zähligen Quirlen. Blüten (bei den einzelnen Rassen nach Größe und Farbe verschieden) meist sehr klein, meist 2,5—4 mm breit, oberes Kronblatt in der Regel blaßviolett getönt, die übrigen weißlich, oberes und seitliche mit kräftigen violetten oder roten Adern. Deckblätter kürzer, so lang oder länger als die Fruchtstiele. Kapseln klein, elliptisch bis schmalelliptisch, meist etwa 1½mal so lang als breit. Kelchblätter lanzettlich bis schwach rhombisch-lanzettlich, stumpflich oder zugespitzt.

Europäische Mittelmeerländer, Donauländer, S.- u. Mittelrußland, N.-Afrika, W.- und S.W.-Asien.

var. *glabricaulis* Lonatsch.

Stengel, abgesehen von der Basis, kahl.

f. *pubescens* Béguin.

Stengel ± dicht drüsig behaart.

Standortsformen:

f. *submersa* Glück.

Pflanze untergetaucht. Blätter durchsichtig, breit lanzettlich, halbstengelumfassend. Blütenbildung völlig unterdrückt.

Herr Dr. A. Boros, Budapest, sandte mir im Sommer 1932 einige bei Monor, Komit. Pest gesammelte lebende Exemplare der *V. anagalloides*, die verschiedenen Rassen angehörten. Die Rassen I, II, III und IV stammen von diesem ungarischen Standort.

Rasse I.

(*V. anagalloides* var. *glabricaulis* Lonatsch.) Fig. 3, 4, 5, Taf. II. A. f.

Herkunft: Monor (siehe oben). Von zwei Stammpflanzen wurde eine völlig homogene SF_1 (1933 100 Exemplare) und SF_2 (1934) aufgezogen. Zwischen den beiden reinen Linien waren keine Unterschiede bemerkbar.

Fruchtstiele meist 2,5—3,5 mm lang, etwas spitzwinklig bis weit oder wagrecht abstehend, gerade oder wenig gekrümmt, locker inseriert. Infloreszenzen locker drüsig

Fig. 5. *Veronica anagalloides* Rasse I. Seichtwasserform.

behaart (Spindeln und Fruchtstiele locker bis mäßig dicht, Kelche und Kapseln spärlich drüsig bis kahl). Blüten (Taf. II. A. f.) 3—4 mm breit, oberes Kronblatt hell blauviolett, die übrigen 3 Kronblätter weißlich, oberes Kronblatt und obere Teile der seitlichen Kronblätter mit kräftigen violetten Adern. Kapseln (Fig. 3f) 2,5—3,2 mm lang und 1,9—2,3 mm breit. Deckblätter meist länger als die Fruchtstiele. Höhe der Landform 1933 10—20 cm; Höhe der Seichtwasserform 1933 40—50 cm. Stengel kahl, markig. Blätter (Fig. 4) breiter als bei Rasse II.

Fig. 6. *Veronica anagalloides* Rasse II. Seichtwasserform.

Rasse II.

(*V. anagalloides* f. *pubescens* Béguin)

Fig. 3, 4, 6.

Herkunft: Monor (siehe oben). Die Exemplare der SF_1 (1933) und SF_2 (1934) waren untereinander und mit der Elternpflanze völlig identisch.

Fruchtstiele meist 3,5—4 mm lang, in ± spitzem bis ziemlich weitem Winkel von der Spindel abstehend, gerade oder etwas nach oben gebogen, dichter inseriert als bei Rasse I. Infloreszenzen dicht drüsig behaart (Drüsenhaare auf Spindeln, Blüten- und Fruchtstielen, Kelchen und Kapseln). Blüten im Durchschnitt etwas kleiner als bei Rasse I, Adern des oberen Kronblattes rotviolett, rötlicher als bei Rasse I. Kapseln (Fig. 3g) 2,3—2,7 mm lang und 1,9—2 mm breit, im Durchschnitt etwas kleiner als bei Rasse I. Deckblätter meist ± so lang wie die

Fruchtstiele. Höhe der Seichtwasserform 1933 40—60 cm. Stengel in ganzer Länge oder doch wenigstens in den mittleren und oberen Teilen dicht kleindrüsig behaart, markig.

Unter den Sämlingen befand sich 1933 ein Exemplar mit sehr schmalen, schmallinealischen Blättern, das nur wenige Zentimeter hoch wurde und im Lauf des Sommers abstarb, ohne zu blühen.

Rasse III.

(*V. anagalloides* var. *glabricaulis* Lonatsch.)

Herkunft: Monor (siehe oben). Aus freibestäubten Samen der Stammpflanze wurden 1933 20 unter sich völlig gleiche Exemplare kultiviert. Die SF_1 einer dieser Pflanzen, die 1934 aufgezogen wurde, war völlig homogen.

Fruchtstiele 3—4 mm lang, in ± spitzem bis weitem Winkel von der Spindel abstehend, gerade oder etwas nach oben gebogen, ziemlich dicht inseriert. Infloreszenzen mäßig dicht drüsig behaart (Spindeln, Blüten- und Fruchtstiele und Kapseln ziemlich dicht, Kelche etwas lockerer drüsenhaarig). Blüten 2,5—4 mm breit, Adern rotviolett (etwa wie bei Rasse II). Kapseln 2,5—2,9 mm lang und 1,7—2,1 mm breit. Deckblätter meist ± so lang wie die Fruchtstiele. Höhe der Landform 1933 15—20 cm. Stengel kahl.

Rasse IV.

(*V. anagalloides* var. *glabricaulis* Lonatsch.)

Herkunft: Monor (siehe oben). Die 10 Exemplare der SF_1, die 1933 aufgezogen wurden, stimmten mit der Elternpflanze in allen Merkmalen völlig überein.

Fruchtstiele sehr kurz, 2—3 mm lang. Infloreszenzen zerstreut bis locker drüsig behaart. Blüten etwa so groß wie bei Rasse I, Adern sehr kräftig, rot. Sonst wie Rasse I.

Rasse V.

Herkunft: ? Aus Samen, den ich durch den Botanischen Garten Tübingen erhielt, zog ich 1933 fünf unter sich völlig gleiche Pflanzen auf. Die 25 SF_1-Pflanzen eines dieser Exemplare, die ich 1934 kultivierte, waren ebenfalls bezüglich sämtlicher Merkmale völlig gleich.

Fruchtstiele 4—7 mm lang, weit bis wagrecht abstehend, ± gerade, sehr locker inseriert. Infloreszenzen kahl. Blüten (Taf. II. A. g.) (4,5) 5—6 mm breit, hellviolett, mit kräftigen, rotvioletten Adern auf allen Kronblättern. Kelchblätter ± so lang als die Kapsel. Kapseln (Fig. 3h) 2,9—3,7 mm lang und 2,2—3 mm breit. Griffel 1—2 mm lang. Deckblätter so lang oder kürzer als die Fruchtstiele. Höhe der Landform 1933 18—20 cm; 1934 15—20 cm. Stengel kahl.

4. Veronica oxycarpa Boiss.

Von dieser in S.-Rußland und in W.- und S.W.-Asien vorkommenden Art kultivierte ich nur eine Rasse, die demnächst als var. *Turcmenica* neu beschrieben werden soll (Rep. spec. nov. Beih. XC).

Herkunft: Kopet-Dagh Berge, Turkmenien. Aus Samen, den ich durch den Botanischen Garten Leningrad erhielt, wurden 1932 24 bezüglich aller Eigenschaften völlig gleiche Exemplare aufgezogen. Zwei davon wurden selbstbestäubt. Die SF_1 (1933) und SF_2 (1934) beider Pflanzen war völlig homogen. Zwischen den beiden reinen Linien waren keine Unterschiede bemerkbar. Die Exemplare der SF_2 lieferten bei Selbstbestäubung wiederum reichlich Samen.

Fruchtstiele meist 2,5—4 mm lang, steil aufwärts gerichtet, einwärts gebogen, die Kapseln der Spindel andrückend, äußerst dicht inseriert (Fig. 2, Tab. S. 337). Infloreszenzen kahl. Trauben der Landform bis 130blütig. Blüten (Taf. II. A. d.) 5—6,5 mm breit, blaßblau, Adern nur am Grunde der Kronblätter hervortretend. Kapseln (Fig. 3 i) eirund, nach oben ziemlich stark zugespitzt oder ± abgerundet (Zuspitzung bei Kapseln einer und derselben Traube oft verschieden stark), etwas länger als breit, 2,4—3,1 mm lang und 2,1—2,5 mm breit. Wuchs der Landform: Hauptstengel aufrecht, untere Seitenäste an der Basis wurzelnd, aufsteigend, die Höhe des Hauptstengels meist nicht erreichend. Höhe der Landform 1932: 55—90 cm; 1933 50—85 cm (wie Herr Dr. Iljin-Leningrad mitteilt, erreichte die turkmenische Stammpflanze die Höhe eines erwachsenen Menschen). Stengel kahl. Mittlere Stengelblätter (Fig. 7) über der herzförmigen halbstengelumfassenden Basis durch eine Bucht auf beiden Seiten symmetrisch verengt, oberer Teil der Spreite länglich bis lanzettlich. Die Blütezeit war 1932, 1933 und 1934 etwas später als bei *V. Anagallis* und *V. aquatica*.

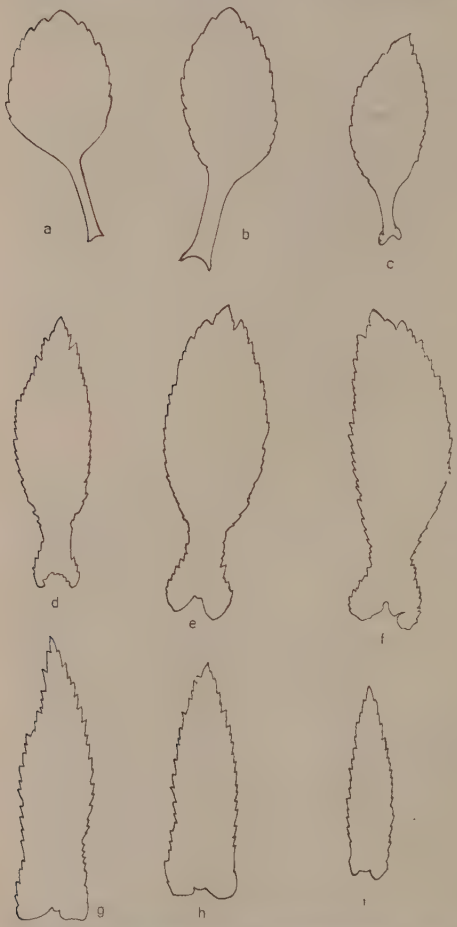


Fig. 7. *V. oxycarpa* var. *Turcmenica*. a—c untere Blätter; d—f mittlere Blätter; g—i obere Blätter der Landform. $^1/_2$ natürl. Größe.

5. Veronica scardica Griseb.

Fig. 3, 4.

Verbreitung: Balkanhalbinsel, Donauländer, Vorderasien.

Herkunft der kultivierten Rasse: Inota Komit. Fejér. Herr Dr. Boros, Budapest, sandte mir im Herbst 1932 einige fruchtende Exemplare, deren Samen ich 1933 aussäte. Von den erhaltenen 28 Pflanzen gehörte jedoch nur eine zu *V. scardica*, die übrigen dagegen zu einer *Anagallis*-Rasse. Bei der nachträglichen genaueren Durchsicht der Mutterpflanzen bemerkte ich, daß sich einige Kümmerexemplare der *V. Anagallis* darunter befanden. Die *scardica*-Pflanze wurde selbstbestäubt. Die SF_1 (1934 60 Exemplare) war völlig einheitlich.

Fruchtstiele (4) 5—6 (6,5) mm lang (bei andern Formen der Art noch länger), im Verhältnis zu den kleinen Kapseln sehr lang erscheinend, ziemlich weit bis wagrecht abstehend, ± gerade, locker bis mäßig dicht inseriert. Infloreszenzen abgesehen von wenigen zerstreuten kleinen Drüsenhaaren auf den Fruchtstielen kahl. Trauben der Landform 25—40blütig. Blüten (4) 4,5—5 mm breit, blaß blauviolett mit violetten Adern, denen der *V. Anagallis* gleichend. Kelchblätter verkehrt eiförmig, am Gipfel kurz zugespitzt, ± so lang oder etwas länger als die Kapsel. Kapseln (Fig. 3 k) rundlich oval, 2—2,8 mm lang und 1,7—2,7 mm breit, wenig gedunsen. Griffel 1—1,5 mm lang. Deckblätter deutlich kürzer als die Fruchtstiele, meist ± ½mal so lang. Wuchs der Landform: Hauptachse kurz, 6—10 cm hoch, aufsteigend bis aufrecht, im unteren Teil mit überaus zahlreichen an den Knoten wurzelnden Seitentrieben, deren aufsteigende Enden nur die Höhe von 5—15 cm erreichen. Stengelrosette im Durchschnitt 20—50 cm. Stengel kahl, dünn, ± hohl. Blätter (Fig. 4) klein, eiförmig, auch in der Blütenregion kurzgestielt oder obere mit verschmälerter Basis sitzend, Blattstiel oberseits etwas rinnig, 1—2 mm breit.

Fig. 8. *V. Beccabunga.*

6. Veronica Beccabunga L.

Fig. 3, 8, 14, Taf. II. A. h.

Verbreitung: Europa, große Gebiete in Asien, einige Stellen in N.-Afrika, in USA stellenweise eingeschleppt.

Herkunft der kultivierten Rasse: Botanischer Garten Tübingen. Von der 1931 aufgezogenen Stammpopulation wurden einige Exemplare selbstbestäubt. Die SF_1-Generationen waren völlig homogen.

Fruchtstiele meist 3—4 mm lang, locker inseriert. Infloreszenzen kahl, 10 bis 20blütig. Blüten (Taf. II. A. h.) meist 6,5—7,5 mm breit, sattblau bis dunkelviolett. Kapseln (Fig. 3 l) rundlich, etwa so lang wie breit oder etwas breiter als lang, gedunsen. Griffel 1,3—2,2 mm lang. Deckblätter so lang oder etwas länger als die Fruchtstiele. Stengel kahl, bereift, markig. Blätter (Fig. 14) breit elliptisch bis fast kreisrundlich, in oder über der Mitte am breitesten, stumpf, oberseits dunkelgrün, unterseits heller, sämtliche kurzgestielt.

Fig. 9. *V. Americana.*

Fig. 10. Bastard *V. Beccabunga* × *V. Americana.*

7. Veronica Americana Schwein.

Fig. 3, 9, 14, Taf. II. A. k.

Verbreitung: N.-Amerika, O.-Asien.

Herkunft der kultivierten Rasse: Botanischer Garten Kopenhagen. Aus der 1932 aufgezogenen, völlig einheitlichen Stammpopulation wurden fünf Exemplare selbstbestäubt. Die 1933 kultivierten SF_1-Generationen waren völlig einheitlich; zwischen den fünf reinen Linien waren keinerlei Unterschiede bemerkbar.

Fruchtstiele (4) 4,5—7 mm lang, locker inseriert. Infloreszenzen kahl, meist 10—20blütig. Blüten (Taf. II. A. k.) 6—8 mm breit, blaß himmelblau. Kapseln (Fig. 3 m) rundlich bis queroval. Griffel 2—3,2 mm lang. Deckblätter kürzer oder so lang als die Fruchtstiele. Stengel kahl, etwas bereift, markig. Blätter (Fig. 14) eilänglich bis eilanzettlich, an oder nahe der Basis am breitesten, oberwärts zugespitzt, viel heller grün als bei *V. Beccabunga*, sämtliche kurzgestielt.

Im Herbst 1933 wurden bei mehreren Pflanzen am oberen Teil der Sprosse viel schmälere, lanzettliche Blätter mit groben Sägezähnen und keiligem Blattgrund ausgebildet (Fig. 14 k).

Bei den überwinterten Pflanzen waren im Frühjahr die untersten Blätter rundlich und stumpf, ähnlich wie bei *V. Beccabunga.*

Von *Veronica lysimachioides* Boiss., *V. beccabungoides* Bornm., *V. Michauxii* Lam. und *V. poljensis* Murb. stand mir kein lebendes Material zur Verfügung.

III. Die Bastarde.

Über die Bastardierungsfähigkeit der einzelnen Arten untereinander gibt die untenstehende Tabelle Aufschluß, welche die Ergebnisse der Kreuzungen in beiden Richtungen enthält. In den Fällen, wo bei zahlreicheren Bestäubungen ein anderes Resultat zu erwarten wäre, als ich erzielte, ist dieses in Klammern beigegeben.

\+ : Samenansatz gut.
−+− u. −−+−−: Samenansatz sehr schlecht (auf 50—100 Bestäubungen ein keimfähiger Same).
0 : Keine keimfähigen Samen.

♂ → / ♀ ↓	*V. Anagallis*	*V. aquatica* subsp. *laticarpa*	*V. aquatica* var. *Lusitana*	*V. anagalloides*	*V. oxycarpa* var. *Turcmenica*	*V. Beccabunga*	*V. Americana*
V. Anagallis	\+ Bei Bastarden zwischen verschiedenen Rassen Fertilität ± gehemmt	+, Bastard fast völlig steril		−+− Bastard steril	−−+−− Bastard steril	0	0
V. aquatica subsp. *laticarpa*	\+ Bastard fast völlig steril		\+ Bastard fast völlig steril	0 (−+−)	0 (−−+−−?)	0	0
V. anagalloides	0 (−+−)	−+− Bastard steril					
V. oxycarpa var. *Turcmenica*	0 (−−+−−)	0 (−−+−−?)		0 (−−+−−)		0	
V. Beccabunga	0	0		0			\+ Bastard steril
V. Americana	0	0		0	0	\+ Bastard steril	

1. Veronica Anagallis × Veronica aquatica (subsp. laticarpa).

Kreuzungen zwischen diesen beiden Arten ergaben stets reichlichen Samenansatz. Der Bastard bildet sich auch im Freien hin und wieder an Stellen, wo beide Arten beieinander stehen. Von Lackschewitz, der ihn bei Libau (Lettland) fand, wurde er schon 1908 eindeutig beschrieben und abgebildet. Ich selbst fand ihn in Württemberg an mehreren Stellen zwischen den Eltern. Auch im Herbar Kopenhagen sah ich einige — von den Sammlern richtig bestimmte — Exsikkate des Bastardes.

Die F_1-Generation.

a) V. Anagallis Rasse III (subspec. *divaric.* f. *contig.*) × **V. aquatica Rasse I** (subspec. *laticarp.* v. *dasyp.*)

Fig. 2, 13, Taf. II. B. f.

Von dieser Kombination wurden 1932 110 Exemplare aufgezogen. Reziproke Unterschiede waren nicht feststellbar. Von einigen F_1-Pflanzen wurden Stecklinge bis zum Herbst 1933 weiterkultiviert.

Fruchtstiele 4—6,5 (7) mm lang, in weitem Winkel bis wagrecht abstehend, ± gerade; durchschnittliche Insertionsdichte intermediär (Fig. 2, Tab. S. 337). Infloreszenzen locker drüsig behaart (Spindeln oberwärts locker drüsig, nach unten hin kahl werdend, obere Blüten-(resp. Frucht-)stiele mit wenigen zerstreuten Drüsenhaaren, untere kahl, Kelchgrund oft mit vereinzelten Drüsenhaaren), sehr lang und reichblütig, Trauben der Landform oft über 100blütig. Blüten (Taf. II. B. f.) 6—7,5 mm breit, in Farbe und Zeichnung denen der *V. Anagallis*-Rasse III ähnlich, in der Form etwas verschieden. Pollenkörner verkümmert, steril. Kelchblätter wie bei *V. Anagallis* Rasse III. Kein Kapselansatz. Nur sehr selten fanden sich in kleinen Fruchtknotenanschwellungen 1—2 Samen[1]). Deckblätter kürzer oder so lang wie die Fruchtstiele. Höhe der Landform 1932 60—100 cm. Internodien der Sämlinge mit zerstreuten, kurzen Drüsenhaaren. Im Frühjahr 1933 waren auch die unteren Internodien der Stecklingspflanzen ungleichmäßig dicht mit sehr kurzen Drüsenhaaren bekleidet. Der Faktor der var. *dasypoda* für zottige, drüsenlose Stengelbehaarung (*V. aq.* R. I) bewirkt hier also eine drüsige Bekleidung. Blätter des Sämlings und der erwachsenen Pflanze deutlich intermediär zwischen den Blättern der Eltern (Stengelblätter meist etwas mehr denen der *V. Anagallis* Rasse III ähnlich) (Fig. 13). Blattstielbildung beim Sämling intermediär.

Das Längebreiteverhältnis bei den Blättern des Bastards und der Eltern (Landform).

An den mittleren (4.—8. von unten gerechnet) Knoten der Hauptachse und zweier Seitensprosse wurde für je 1 Blatt das Längebreiteverhältnis ermittelt. Aus den sich für jedes Exemplar ergebenden 15 Werten wurde das Mittel gezogen. Die Messungen wurden an 10 Exemplaren des Bastards und an je 5 Exemplaren der Eltern durchgeführt.

1) Die 1932 ausgeführten, zahlreichen künstlichen Selbstbestäubungen resp. Wechselbestäubungen zwischen verschiedenen F_1-Pflanzen waren ohne Erfolg, ebenso Rückkreuzungen mit *V. Anagallis* III u. V. *aquatica* I und Kreuzungen mit *V. Anagallis* I und VI.

V. Anagallis Rasse III	2,3	2,3	2,4	2,7	2,8
V. Anagall. III ♀ × *V. aquatica* I ♂	3,3	3,3	3,3	3,3	3,6
V. aquatica I ♀ × *V. Anagall.* III ♂	2,9	2,9	3,3	3,3	3,5
V. aquatica Rasse I	4,7	4,8	4,9	5,0	5,2

b) V. Anagallis Rasse VI (subsp. *divar.* f. *typ.*) × **V. aquatica Rasse I** (subsp. *laticarpa* v. *dasypoda*).

Fig. 11, 12, 13.

Von dieser Kombination wurden 1932 140 Exemplare aufgezogen. Von einigen der F_1-Pflanzen wurden Stecklinge bis zum Herbst 1933 weiterkultiviert.

Fig. 11. Von links nach rechts: *V. aquatica* Rasse I (subsp. *laticarpa*); *V. aquatica* R. I × *V. Anagallis* R. VI; *V. Anagallis* Rasse VI. 5 Wochen alte Sämlinge.

Fig. 12. Von links nach rechts: *V. Anagallis* Rasse VI; Bastard *V. Anagall.* Rasse VI × *V. aquatica* Rasse I; *V. aquatica* Rasse I. Hauptsprosse von Seichtwasserexemplaren.

Fruchtstiele 3—5 mm lang, in mehr oder weniger weitem bis rechtem Winkel von der Spindel abstehend, ± gerade. Infloreszenzen drüsig behaart (Spindel, Blüten- und Fruchtstiele dicht, Kelche lockerer drüsig behaart. Drüsen der Spindel deutlich länger als bei *V. Anagallis* VI und kürzer als bei *V. aquatica* I), länger und reichblütiger als bei den Eltern. Blüten 5—6,5 mm breit, in Farbe und Form mit denen der *V. Anagallis* Rasse VI übereinstimmend. Kein Kapselansatz. Nur selten fanden sich in kleinen Fruchtknotenanschwellungen 1—2 Samen. Höhe der Landform 1932 35—55 cm. Höhe der Seichtwasserform 1932 50—100 cm. Internodien der Sämlinge oft mit sehr zerstreuten, kurzen Drüsenhaaren. Im Frühjahr 1933 waren auch die unteren Internodien der Stecklingspflanzen vorübergehend spärlich drüsig behaart. Blätter intermediär (Fig. 11, 12, 13). Vgl. auch das beim Bastard *V. Anagallis* III × *V. aquat.* I Gesagte!

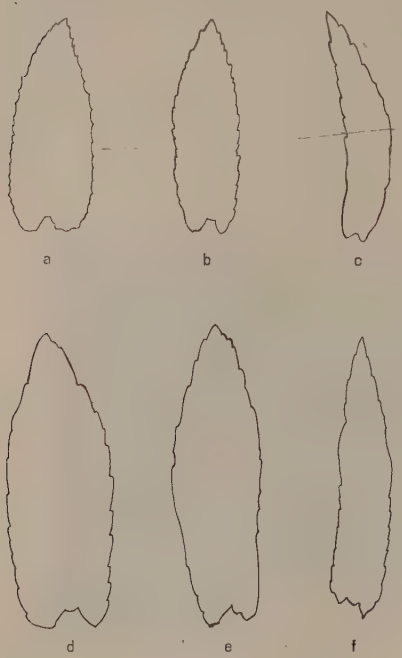


Fig. 13. a—c Mittlere Stengelblätter der Landform: a von *V. Anagallis* Rasse III; b vom Bastard *V. Anagallis* Rasse III × *V. aquatica* Rasse I; c von *V. aquatica* Rasse I. d—f Untere Luftblätter der Seichtwasserform: d von *V. Anagallis* Rasse VI; e vom Bastard *V. Anagallis* Rasse VI × *V. aquatica* Rasse I; f von *V. aquatica* Rasse I. $^1/_2$ natürl. Größe.

Das Längebreiteverhältnis bei den Blättern des Bastards und der Eltern (Seichtwasserform).

An den unteren und mittleren emersen Knoten (1.—5. von unten gerechnet) des Hauptsprosses wurde je für ein Blatt das Längebreiteverhältnis ermittelt. Aus den für jedes Exemplar sich ergebenden 5 Werten wurde das Mittel gezogen. Die Messungen wurden an je 5 Exemplaren des Bastardes und der Eltern durchgeführt.

V. Anagallis Rasse VI	2,4	2,6	2,6	2,6	2,7
V. Anagall. VI × *V. aquatica* I	3,5	3,7	3,7	3,8	3,9
V. aquatica Rasse I	4,8	5,1	5,2	5,3	5,5

c) V. Anagallis Rasse I (subsp. *genuina*) × V. aquatica Rasse I. (subsp. *laticarpa* var. *dasyp.*)

Von dieser Kombination wurden 1933 37 Exemplare aufgezogen. Reziproke Unterschiede waren nicht feststellbar.

Fruchtstiele 3—5 mm lang, mehr oder weniger weit bis rechtwinklig abstehend, ± gerade, durchschnittliche Insertionsdichte intermediär (vgl. Tab. S. 337). Inflore-

szenzen locker bis ziemlich dicht drüsig behaart (Spindeln, Blüten- und Fruchtstiele in ganzer Länge der Traube drüsenhaarig, Kelche ± kahl. Die Behaarung der Trauben ist hier stärker als beim Bastard *V. Anagallis* III × *V. aquatica* I). Blüten 5—6 mm breit, denen der *V. Anagallis* Rasse I ähnlich, aber größer, Kronblätter breiter, Färbung und Aderung kräftiger. Kein Kapselansatz. Höhe der Landform 1933 35—55 cm. Internodien des Sämlings vorübergehend ungleichmäßig dicht kurz drüsig behaart. Bei Exemplaren, die in einem Bassin mit 35—40 cm Wassertiefe kultiviert wurden, waren die mittleren und oberen Internodien völlig submerser Triebe, besonders dicht jedoch diejenigen Internodien, die eben aus dem Wasser ragten, mit kurzen, 4—5zelligen, in der Regel köpfchentragenden Haaren besetzt. Blätter intermediär. Vgl. das beim Bastard *V. Anagallis* III × *V. aquatica* I Gesagte!

Die F_2-Generation.

Von zahlreichen F_1-Pflanzen der Bastarde *V. Anagallis* Rasse III × *V. aquatica* Rasse I und *V. Anagallis* VI × *V. aquatica* I sammelte ich die vereinzelt durch freie Bestäubung entstandenen Samen und erhielt daraus 21 resp. 12 F_2-Pflanzen. In beiden F_2-Generationen war infolge der starken Aufspaltung und der weitgehenden Umkombination der Merkmale kein einziges Exemplar dem anderen gleich; vermutlich war in den aufgezogenen Pflanzen nur ein äußerst geringer Bruchteil der möglichen Typen realisiert.

F_2 V. Anagallis Rasse III × V. aquatica Rasse I.

Fruchtstiele von sehr verschiedener Länge, bei den meisten Exemplaren ± weit bis wagrecht, bei anderen in mäßig spitzem Winkel abstehend; Insertionsdichte bei den einzelnen Pflanzen sehr verschieden groß. Infloreszenzen bei 6 Exemplaren nur mit ganz wenigen, vereinzelten Drüsenhaaren, bei 2 Exemplaren dicht drüsig, die Trauben der übrigen in mehreren Abstufungen dazwischen. Blüten: Die Aufspaltung nach Blütenform, -größe, -farbe und -zeichnung scheint äußerst kompliziert zu sein (Taf. II. B.). Rosa Blüten (wie bei *V. aquatica*) traten bei keiner der 21 F_2-Pflanzen auf. Fertilität bei der Mehrzahl der Exemplare ebenso gehemmt wie bei den F_1-Pflanzen, einige etwas fertiler. Höhe der Landform 1933: teils nur 10—20 cm, teils 90—100 cm. Blätter teils wie bei *V. Anagallis* Rasse III, teils wie bei der F_1, mitunter noch schmäler.

F_2 V. Anagallis Rasse VI × V. aquatica Rasse I.

Aufspaltung nach Fruchtstiellänge, -stellung und Insertionsdichte ebenso weitgehend wie bei der F_2 *V. Anagallis* III × *V. aquatica* I. Infloreszenzen bei allen 12 Exemplaren mehr oder minder dicht drüsig. Blüten nach Größe, Form, Farbe und Zeichnung sehr verschieden (unter den 12 Exemplaren traten mindestens 10 verschiedene Blütentypen auf), jedoch nie rosa wie bei *V. aquatica*. Fertilität mehr oder weniger stark gehemmt.

Die F_3-Generation.

Von einer F_2-Pflanze des Bastardes *V. Anagallis* Rasse III × *V. aquatica* Rasse I wurde 1934 eine selbstbestäubte Nachkommenschaft aufgezogen. Die Aufspaltung nach Blütengröße und -farbe, Drüsigkeit der Infloreszenzen, Stengelhöhe usw. war

auch hier sehr weitgehend. Bezüglich der Fertilität bestanden zwischen den einzelnen Exemplaren bedeutende Unterschiede.

2. Veronica Anagallis × Veronica anagalloides.

Die Kreuzung *V. Anagallis* ♀ × *V. anagalloides* ♂ wurde 1932 und 1933 zwischen Pflanzen verschiedener Rassen durchgeführt. Insgesamt wurden 1932 etwa 90, 1933 etwa 110 *Anagallis*-Blüten mit *anagalloides*-Pollen bestäubt. Nach der Bestäubung entstanden auf der Mutterpflanze Kapseln von mehr oder weniger normaler Größe, die jedoch fast ausschließlich winzige, taube Samen enthielten. Nur ganz vereinzelt fanden sich darunter auch normal entwickelte, keimfähige Samen. Diese ergaben zum Teil sterile Bastarde, zum Teil fertile (wohl durch Selbstbestäubung entstandene) Anagallispflanzen[1]).

Die Kreuzung *V. anagalloides* ♀ × *V. Anagallis* ♂, die 1932 ausgeführt wurde (8 Blüten einer *anagalloides*-Pflanze wurden mit Pollen der *Anagallis* Rasse III bestäubt, ergab keine keimfähigen Samen.

a) V. Anagallis Rasse I (subsp. *genuina*) × **V. anagalloides Rasse III** (var. *glabricaul.*).

Die 1932 ausgeführte Kreuzung mit der Stammpflanze der *anagalloides* Rasse III als männlichem Elter lieferte 3 keimfähige Samen. Unter den 1933 aufgezogenen Pflanzen war nur 1 Bastard; die 2 übrigen waren fertile, offenbar durch Selbstbestäubung der Mutterpflanze entstandene *Anagallis*-Pflanzen.

Fruchtstiele 3—4 mm lang, in mehr oder weniger spitzem Winkel abstehend, gerade oder wenig gekrümmt, Insertionsdichte (Berechnungsmethode vgl. S. 337) 6,35. Infloreszenzen, abgesehen von wenigen vereinzelten Drüsenhaaren auf Blütenstielen und Spindeln, kahl. Blüten 4—5 mm breit, ähnlich denen der *V. Anagallis* Rasse I, aber mit stark hervortretenden violetten Adern auf dem oberen Kronblatt und dem oberen Teil der seitlichen Kronblätter. Kein Kapselansatz. Höhe (Landform) 40 cm. Blätter intermediär zwischen den Blättern der Eltern, denen des Bastards *V. Anagallis* Rasse I × *V. aquatica* Rasse I gleichend.

Von dem Bastard *V. Anagallis* I × *V. aquatica* I durch spitzwinkliger abstehende Fruchtstiele, weniger behaarte Trauben und kleinere Kelche und Blüten verschieden.

b) V. Anagallis Rasse III (subsp. *divar.* f. *contig.*) × **V. anagalloides Rasse I** (var. *glabricaul.*).

Die 1932 ausgeführte Kreuzung mit einer der Stammpflanzen der *V. anagalloides* Rasse I als männlichem Elter lieferte 7 keimfähige Samen. Unter den 1933 aufgezogenen Pflanzen waren 5 fertile Exemplare der *V. Anagallis* Rasse III und 2 sterile Bastarde.

---

1) Bei den Kreuzungen *V. Anagallis* × *V. anagalloides*, *V. aquatica* × *V. anagalloides* und *V. Anagallis* × *V. oxycarpa v. Turcmenica* erhielt ich keimfähige Bastardsamen in allen Fällen nur zusammen mit einigen durch Selbstbestäubung der Elternpflanze (also durch ein Versehen bei der Kastrierung) entstandene Samenkörner. Dies läßt vermuten, daß durch Nachbestäuben mit arteigenem Pollen ein höherer Prozentsatz von keimfähigen Bastardsamen zu erzielen wäre (vgl. Fischbach, Zeitschrift f. ind. Abst. u. Vererb. 65, 1933).

Fruchtstiele 4—5 mm lang, etwas spitzwinklig bis ± wagrecht abstehend, gerade; Insertionsdichte (Meth. der Berechnung s. S. 337) 4,96 und 5,05. Infloreszenzen zerstreut drüsig behaart (Drüsenhaare auf Spindeln, Blütenstielen und Kelchen). Blüten 5—6 mm breit, in Form und Färbung denen des Bastards *V. Anagallis* III × *V. aquatica* I ähnlich. Kein Kapselansatz. Höhe (Landform) 68 und 77 cm. Blätter intermediär.

Von dem Bastard *V. Anagallis* III × *V. aquatica* I durch kürzere, oft spitzwinkliger abstehende Fruchtstiele und kleinere Kelchblätter und Blüten verschieden.

c) V. Anagallis Rasse III (subsp. *divar.* f. *contig.*) × **V. anagalloides Rasse III** (var. *glabricaul.*).

Die 1933 ausgeführte Kreuzung ergab 15 keimfähige Samen (in einer Kapsel). Unter den 1934 aufgezogenen Pflanzen waren 13 — offenbar durch Selbstbestäubung der Mutterpflanzen entstandene — fertile Anagallispflanzen und 2 sterile Bastarde.

Fruchtstiele 3,5—5 mm lang, in ± spitzem bis weitem oder rechtem Winkel von der Spindel abstehend, meist ± gerade, ziemlich dicht inseriert. Infloreszenzen mit zerstreuten Drüsenhaaren (auf Spindeln, Blütenstielen und Kelchgrund). Blüten 5—6 mm breit, denen der *V. Anagallis* Rasse III ähnlich, aber Aderung des oberen Kronblatts am Grunde kräftiger und rotviolett. Kein Kapselansatz. Höhe (Landform) 40—45 cm, Pflanzen sehr üppig, reich verzweigt. Blätter intermediär.

3. Veronica Anagallis × Veronica oxycarpa var. Turcmenica.

Die reziproken Kreuzungen wurden 1932 und 1933 zwischen mehreren Pflanzen der *V. oxycarpa* var. *Turcmenica* und Exemplaren verschiedener Rassen der *V. Anagallis* ausgeführt. Insgesamt wurden in jeder Richtung etwa 80 Blüten bestäubt. Doch lieferte nur die Kreuzung *V. Anagallis* Rasse I × *V. oxycarpa* var. *Turcmen.* einige keimfähige Samen, von denen einer eine sterile Bastardpflanze ergab. Die übrigen waren offenbar durch Selbstbestäubung der Mutterpflanze entstanden.

Der Bastard V. Anagallis Rasse I (subsp. *genuina.*) × **V. oxycarpa v. Turcmenica.**

Fruchtstiele (2) 2,5—3,5 (4) mm lang, steil schräg aufwärts gerichtet und oft der Spindel zugekrümmt. Insertionsdichte (Meth. der Berechnung s. S. 337) 7,03. Infloreszenzen kahl. Blüten 5—6 mm breit, Form wie bei *V. Anagallis* Rasse I, Färbung kräftiger, Adern nur am Grunde der Kronblätter hervortretend. Kein Kapselansatz. Höhe (Landform) 50 cm. (Die mittleren Stengelblätter des einzigen Bastardexemplares waren zur Fruchtzeit schon abgestorben.)

Von den Bastarden *V. Anagallis* I × *V. anagalloides* und *V. Anagallis* I × *V. aquatica* subsp. *laticarpa* durch die steil aufwärts gerichteten Fruchtstiele und die weniger hervortretenden Adern der Blüten, von der letzteren außerdem durch kleinere Kelche und Blüten und durch die kahlen Trauben verschieden.

4. Veronica aquatica subsp. laticarpa × Veronica anagalloides.

Die Kreuzung *V. aquatica* subsp. *laticarpa* ♀ × *V. anagalloides* ♂, die 1932 und 1933 mit Pflanzen mehrerer *anagalloides*-Rassen als männlichen Eltern ausgeführt wurde, lieferte nur taube Samen. Dagegen

ergab die Kreuzung *V. anagalloides* Rasse I ♀ × *V. aquatica* Rasse I ♂ 4 keimfähige Samen, aus denen 1933 2 sterile Bastarde und 2 fertile — offenbar durch Selbstbestäubung der Mutterpflanze entstandene — Exemplare der *V. anagalloides* Rasse I aufgezogen wurden.

Der Bastard V. anagalloides Rasse I × V. aquatica Rasse I.

Fruchtstiele 3—4 mm lang, weit bis wagrecht abstehend, gerade, Insertionsdichte (Meth. der Berechnung s. S. 337) 3.97 und 4.27. Infloreszenzen ziemlich dicht drüsig behaart. Blüten 4—5 mm breit, hellviolett, mit kräftigen, rötlich violetten Adern. Kein Kapselansatz. Deckblätter so lang wie die Fruchtstiele. Höhe (Landform) 25 und 37 cm.

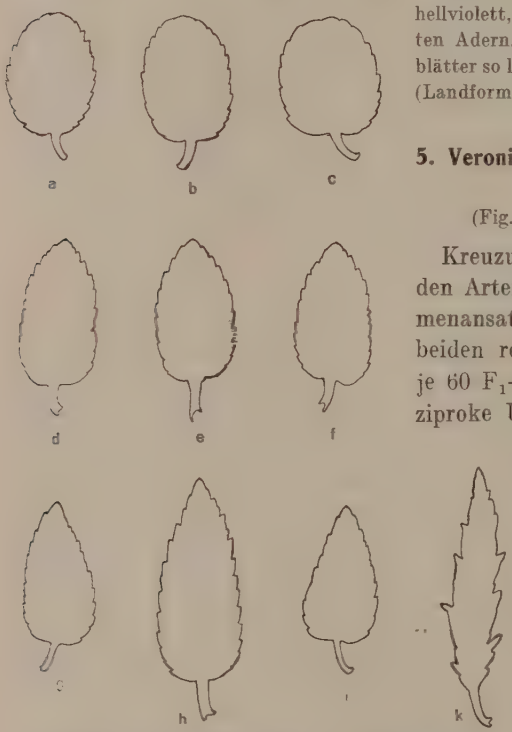


Fig. 14. a—c *V. Beccabunga*; d—f *V. Beccabunga* × *V. Americana*; g—k *V. Americana*. $^1/_2$ natürl. Größe.

5. Veronica Beccabunga × Veronica Americana.

(Fig. 10, 14, Taf. II. A. i.)

Kreuzungen zwischen diesen beiden Arten ergaben reichlichen Samenansatz. 1933 wurden von den beiden reziproken Kombinationen je 60 F_1-Pflanzen aufgezogen; reziproke Unterschiede waren nicht feststellbar. Von einigen F_1-Pflanzen wurden Stecklinge überwintert und bis Ende Juni 1934 weiterkultiviert.

Fruchtstiele 3—4 (5) mm lang. Infloreszenzen kahl, nicht reichblütiger als bei den Eltern. Blüten (Taf. II. A. i.) 6—8 mm breit, in der Form denen der *V. Americana*, in der Farbe denen der *V. Beccabunga* ähnlich. Kein Kapselansatz. Griffel 2—2,7 mm lang. Deckblätter meist so lang oder länger, seltener kürzer als die Fruchtstiele. Stengel der Landform 1933 meist länger als die der Eltern, bis über 80 cm lang, aber aufsteigende Enden nur bis 40 cm hoch. Blätter in Form und Farbe intermediär zwischen denen der Eltern (Fig. 14).

6. Kreuzungen zwischen V. Beccabunga resp. V. Americana und den Arten der Anagallisverwandtschaft.

Zwischen *V. Beccabunga* und verschiedenen Rassen der *V. Anagallis* wurden 1931, 1932 und 1933 die reziproken Kreuzungen in großer Zahl ausgeführt. Bei der Kreuzung *V. Anagallis* ♀ × *V. Beccabunga* ♂ entwickelten sich keine Kapseln, bei der reziproken entstanden Kapseln von ± normaler Größe, die jedoch nur taube Samen enthielten. Dieselben Ergebnisse zeitigten Kreuzungen zwischen *V. Beccabunga* und *V. aquatica* subsp. *laticarpa*, *anagalloides* und *oxycarpa* var. *Turcmenica*, sowie Kreuzungen zwischen *V. Americana* und *V. Anagallis*, *aquatica* subsp. *laticarpa*, *anagalloides* und *oxycarpa* var. *Turcmenica*.

7. V. aquatica subsp. laticarpa × V. aquatica var. Lusitana.

Die 1933 ausgeführte Kreuzung *V. aquatica* Rasse I (subsp. *latic.*) ♀ × *V. aquatica* Rasse IV (var. *Lusitana*) ♂ ergab reichlich Samen. 1934 wurden daraus 45 unter sich völlig gleiche F_1-Pflanzen aufgezogen. Die reziproke Kreuzung wurde bislang noch nicht ausgeführt.

Fruchtstiele 3—5 mm lang, weit bis wagrecht abstehend, gerade, Insertionsdichte intermediär. Infloreszenzen dicht drüsig behaart (Spindeln und Fruchtstiele stark, Deckblätter und Kelche lockerer drüsig). Trauben der Landform bis 25 cm lang und bis 120blütig. Blüten 6—6,5 mm breit, Farbe und Zeichnung wie bei var. *Lusitana*. Kein Kapselansatz. Wuchs der Landform: Hauptachse aufrecht, untere Seitentriebe in größerer Zahl an den Knoten wurzelnd, aufsteigend bis aufrecht, oft so hoch wie die Hauptachse. Höhe der Landform 1934 30—45 cm. Untere Internodien des Sämlings wie bei *V. aquatica* Rasse I, jedoch nicht ganz so dicht, von drüsenlosen Haaren bekleidet. Stengel der Landform ± kahl. Blätter intermediär, Blätter des Sämlings bezüglich der Stielung näher bei *V. aquatica* Rasse I.

8. Bastarde zwischen Rassen der Veronica Anagallis.

Kreuzungen wurden ausgeführt zwischen den Rassen I, III und VI. Der Samenansatz war stets sehr reichlich.

a) Die F_1-Generation.

Von den reziproken Kombinationen wurden 1933 je 30 Exemplare aufgezogen, reziproke Unterschiede waren nicht feststellbar.

a) Rasse I × Rasse III (subsp. *genuina* × subsp. *divar.* f. *contig.*).

Fruchtstiele 4—6 mm lang, mehr oder weniger steil schräg aufwärts gerichtet, ± gerade oder der Spindel zugekrümmt, dicht inseriert. In der Tracht der Fruchttrauben zeigt der Bastard mehr Ähnlichkeit mit der Rasse I als mit der Rasse III. Infloreszenzen kahl, bis 100blütig. Blüten 5—6 mm breit, in Form, Farbe und Zeichnung denen der Rasse III äußerst ähnlich. Kapseln reichlich angesetzt, oft ± so groß wie die Kapseln der Rasse I, bis 3,2 mm lang und bis 2,8 mm breit, reichlich Samen

enthaltend. Wuchs der Landform ähnlich wie bei Rasse III. Höhe der Landform 1933 55—100 cm.

b) Rasse I × Rasse VI (subsp. *genuina* × subsp. *divar.* f. *typ.*).

Fruchtstiele 3,5—5 mm lang, Stellung zur Spindel intermediär. Insertion fast so dicht wie bei Rasse I. Infloreszenzen mäßig dicht drüsig behaart (Behaarung auf Spindeln, Blüten- und Fruchtstielen und Kapseln ziemlich dicht, auf den Kelchen spärlich, weit stärker als beim Bastard der Rassen III × VI). Blüten 5—6 mm breit, in Form, Farbe und Zeichnung denen der Rasse VI entsprechend, aber größer (etwas kleiner als die Blüten des Bastards *V. Anagallis* VI × *V. aquatica* I und nicht ganz so kräftig gezeichnet wie diese). Kapseln sehr klein und flach, nur wenige (1—6) Samen enthaltend. Wuchs der Landform ähnlich wie bei Rasse VI. Höhe der Landform 1933 20—50 cm.

c) Rasse III × Rasse VI (subsp. *divaric.* f. *cont.* × subsp. *divaric.* f. *typ.*).

Fruchtstiele meist 4—5 mm lang, in ± spitzem bis ziemlich weitem Winkel von der Spindel abstehend, gerade oder wenig gekrümmt, dicht inseriert (etwa wie bei Rasse III). Infloreszenzen oberwärts zerstreut drüsig oder nahezu völlig kahl, auf einer und derselben Pflanze oft verschieden dicht behaart (Behaarung etwa wie beim Bastard *V. Anagallis* III × *V. aquatica* I), reichblütiger als bei den Eltern. Trauben der Landform bis 120blütig. Blüten 5,5—6,5 mm breit, den Blüten des Bastards *V. Anagallis* III × *V. aquatica* I sehr ähnlich, jedoch in der Form etwas abweichend. Kapseln sehr klein und flach, nur wenige (1—6) Samen enthaltend. Wuchs der Landform ähnlich wie bei Rasse III. Höhe der Landform 1933 45—90 cm.

β) Die F_2-Generation.

Von jeder Kombination wurden einige F_1-Pflanzen selbstbestäubt und aus den erhaltenen Samen im Sommer 1934 möglichst umfangreiche F_2-Generationen aufgezogen. Von der F_2 des Bastards Rasse I × III kultivierte ich 2113, von der F_2 I × VI 497, von der F_2 III × VI 458 Exemplare. Überraschend groß war die Fülle der auftretenden Formen. Reine Elternformen wurden in keiner der F_2-Generationen herausgespalten, dagegen fand sich eine überaus große Anzahl schwer faßbarer, durch gleitende Übergänge verbundener neuer Typen. Sehr kompliziert war vor allem die Aufspaltung nach Blütenform, -größe und -farbe und nach der Traubentracht. Die Abstufungen waren hier so zahlreich und gleitend, daß eine Feststellung der Spaltungsgesetze unmöglich schien. Die bis jetzt vorliegenden Feststellungen über die Vererbung der Drüsenbehaarung werden unten in einem gesonderten Abschnitt behandelt. Bezüglich der Wuchsform lagen die Verhältnisse bei der F_2 I × III am einfachsten. Es traten hier nur Typen auf, die den beiden Ausgangsformen mehr oder minder ähnlich waren. Bei der geringen Verschiedenheit der Eltern hinsichtlich dieses — modifikativ stark beeinflußbaren — Merkmals konnten jedoch auch hier keine Gesetz-

mäßigkeiten festgestellt werden. Bei den beiden anderen F_2-Generationen war die Zahl der auftretenden Typen wesentlich größer. Die hauptsächlichsten darunter waren folgende:

1. Formen mit zahlreichen, aufsteigenden oder aufrechten, ± gleich hohen Sprossen. 2. Niederwüchsige Formen mit kurzer Hauptachse und sehr zahlreichen, am Boden ausgebreiteten Seitensprossen. 3. Formen mit einem aufrechten Sproß und wenigen kurzen Seitentrieben. 4. Sehr auffällige Formen mit vielen, kurzen, dicht beblätterten, aufrechten Sprossen, die dicht polsterartig zusammengedrängt sind, so daß die ganze Pflanze, besonders vor der Blüte ein kugeliges Aussehen erhält (Fig. 15). In der F_2 des Bastardes Rasse I × Rasse VI fanden sich 14 derartige Formen (unter 497 Exemplaren), in der F_2 III × VI 10 (unter 458 Exemplaren). Da unter den zahlreichen F_2-Pflanzen der Kombination Rasse I × Rasse III keine die beschriebenen Eigenschaften besaß, ist anzunehmen, daß die Gene, die sie bewirken, durch die Rasse VI vererbt werden. In allen 3 F_2-Generationen traten neben hohen Formen ausgesprochene Kümmerformen auf.

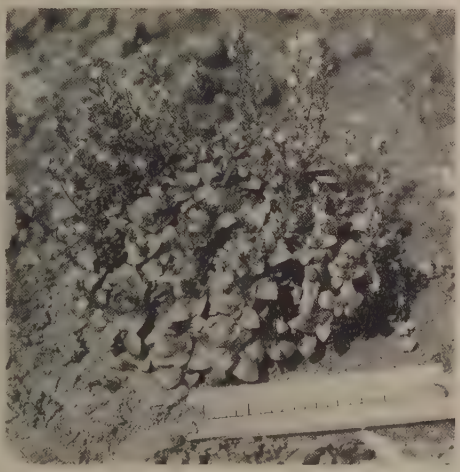


Fig. 15. Kompaktwüchsige Form aus der F_2 des Bastards *V. Anagallis* R. VI × *V. Anagallis* R. III.

Unterschiede in der Breite der Blätter waren vor allem in der F_2 I × VI und III × VI zu beobachten. Die Fertilität war teils sehr stark, teils nur wenig gehemmt.

γ) Der Rassenbastard Nr. 19 × Nr. 1.

Schon im Sommer 1931 kreuzte ich eine Stammpflanze der Rasse VI (Nr. 1) mit einem Exemplar aus der Population, welcher die Rasse III entstammt. Letzteres (Nr. 19) ging ein, ehe selbstbestäubter Samen gesammelt werden konnte. Die F_1 Nr. 19 × Nr. 1 war von der F_1 des Bastardes Rasse III × VI nur durch eine etwas stärkere Drüsenbehaarung der Infloreszenzen verschieden. Offenbar war die Nr. 19, die sonst in allen Eigenschaften mit der Rasse III identisch war, etwas stärker behaart als diese (eine Notiz über die Drüsigkeit liegt aus dem Jahr 1931 nicht vor). Die F_2

Nr. 19 × Nr. 1, von der 1933 175 Exemplare aufgezogen wurden, bot — wiederum von der Drüsigkeit der Infloreszenzen abgesehen — völlig gleiche Verhältnisse, wie die F_2 Rasse III × Rasse VI. Auf Taf. II. B. ist die Blüte der F_1- und einiger F_2-Pflanzen abgebildet.

δ) Die Vererbung der Drüsenbehaarung.

Die Eltern:

Rasse I: Traube völlig kahl; Stengel kahl.
Rasse III: Traube fast kahl; Stengel kahl.
Rasse VI: Traube dicht drüsig behaart; Stengel kahl.

Die F_1-Generationen:

I × III: Trauben kahl; Stengel kahl.
I × VI: Trauben mäßig dicht drüsig behaart; Stengel kahl.
III × VI: Trauben schwach drüsig bis fast kahl; Stengel kahl.

Die F_2-Generationen:

I × III: Von 2113 Exemplaren besaßen:

1823 kahle oder schwach drüsige, 290 mäßig bis stark drüsige Trauben. Bei den Exemplaren mit stark drüsigen Trauben waren auch die oberen Stengelinternodien drüsig behaart.

I × VI: Von 497 Exemplaren besaßen:

161 kahle oder schwach drüsige, 336 mäßig bis stark drüsige Trauben. Bei Exemplaren mit dichtdrüsigen Trauben waren oft auch die obersten Stengelinternodien drüsig behaart.

III × VI: Von 458 Exemplaren besaßen:

291 kahle oder schwach drüsige, 167 mäßig bis stark drüsige Trauben. Die Stengel waren bei allen Exemplaren kahl.

In allen 3 F_2-Generationen waren die kahlen Formen mit den stark drüsigen durch kontinuierliche Übergänge verbunden. Bei manchen Exemplaren war es schwer zu entscheiden, ob sie den Formen mit kahlen bis schwachdrüsigen, oder denen mit mäßig bis dicht drüsigen Trauben zuzuzählen waren.

Auffallend ist, daß 1. die F_1 I × VI (kahl × dichtdrüsig) viel stärker behaarte Trauben besitzt als die F_1 III × VI (sehr schwach drüsig × dicht drüsig)[1]; 2. in der F_2 I × III (kahl × fast kahl) Exemplare mit dicht drüsigen Infloreszenzen auftreten; 3. in der F_2 I × III und in der F_2 I × VI Formen mit behaarten Stengeln auftreten, während die Eltern und die F_1-Pflanzen kahle Stengel besitzen.

1) Die F_1 *V. Anagallis* I × *V. aquatica* I (letztere mit dicht drüsigen Trauben) verhält sich gegenüber der F_1 *V. Anagallis* III × *V. aquatica* I ganz entsprechend.

Diese Tatsachen nötigen uns zu der Annahme, daß die völlig kahle Rasse I die Erbanlage für drüsige Infloreszenzen und Stengel besitzt.

Die komplizierten Spaltungsverhältnisse dürften durch multiple Allele verursacht werden. Da Rückkreuzungen bislang noch nicht ausgeführt wurden, wollen wir vorerst von dem Versuch einer Erklärung absehen.

IV. Vergleichende Merkmalsmessungen bei den reinen Linien und Bastarden.

1. Die Insertionsdichte der Fruchtstiele.

An 3 reifen Trauben jedes Exemplares wurden die Fruchtstiele gezählt und die Länge der Spindel (ohne Stiel) gemessen. Aus diesen Werten wurde (durch Division der Gesamtzahl der Fruchtstiele durch die Summe der Spindellängen) für jedes Exemplar berechnet, wieviel Fruchtstiele im Durchschnitt einem Zentimeter der Spindel entspringen. In der Regel wurden die Messungen an 10 Exemplaren einer Rasse oder einer Kombination durchgeführt. Aus einem Vergleich der Zahlen geht die Konstanz des Merkmals hervor.

Veronica Anagallis.

Rasse III (subsp. *divar.* f. *contig.*).

Landform 1932:	4,0	4,5	4,6	5,0	5,1	5,1	5,2	5,3	5,3	5,9
Landform 1933:	4,3	4,5	4,6	4,6	5,0	5,0	5,4	5,6	5,9	6,2

Rasse VI (subsp. *divar.* f. *typica*).

Landform 1932:	3,9	4,0	4,0	4,2	4,3					
Landform 1933:	3,5	3,6	3,6	4,0	4,1	4,1	4,2	4,2	4,3	4,5

Rasse I (subsp. *genuina*).

Landform 1932:	5,2	5,7	5,9							
Landform 1933:	5,0	5,1	5,1	5,3	5,6	6,0	6,1	6,1	6,1	6,7

Veronica aquatica.

Rasse I (subsp. *laticarpa*).

Landform 1932:	2,8	2,9	2,9	2,9	3,0	3,0	3,1	3,2	3,2	3,2
Landform 1933:	3,2	3,2	3,3	3,4	3,4	3,4	3,4	3,4	3,7	3,8

Rasse IV (var. *Lusitana*).

Landform 1934:	4,4	4,6	4,8	4,8	4,9	5,0	5,2	5,4	5,4	5,6

Veronica oxycarpa.

var. Turcmenica.

Landform 1933:	9,5	9,9	10,0	10,7	11,6	11,9	11,9	11,9	13,5	13,5

F_1 V. Anagallis I × V. aquatica I.

Landform 1933:	4,3	4,6	4,6	4,7	4,7	5,1	5,1	5,1	5,2	5,3

F_1 V. Anagallis III × V. aquatica I.

Landform 1932:	3,2	3,2	3,4	3,4	3,6	3,6	3,8	3,9	3,9	4,0

2. Fruchtstiellänge.

An einer Traube jedes Exemplares wurde der 6.—15. Fruchtstiel (von unten) gemessen; aus den 10 Werten wurde für jedes Exemplar das Mittel errechnet.

Veronica Anagallis.

Rasse III (subsp. *divar.* f. *contig.*).
Landform 1932: 5,7 5,8 5,8 6,4 6,5 mm
Landform 1933: 5,3 5,8 6,1 6,2 6,6 mm

Rasse VI (subsp. *divar.* f. *typica*).
Landform 1933: 3,7 3,9 4,0 4,0 4,3 mm

Rasse I (subsp. *genuina*).
Landform 1933: 4,0 4,3 4,3 4,3 4,9 mm

Veronica aquatica.

Rasse I (subsp. *laticarpa*).
Landform 1932: 3,6 3,8 3,9 4,2 4,4 mm
Landform 1933: 2,9 3,3 3,4 3,4 4,2 mm

Rasse IV (var. *Lusitana*).
Landform 1934: 3,8 4,0 4,1 4,2 4,2 mm

3. Blütengröße.

Gemessen wurde die Blütenbreite. Ich legte dabei die Blüten auf eine Glasplatte und breitete sie durch leichtes Aufdrücken eines durchsichtigen Zelluloidmaßstabes flach aus. 1932 maß ich von jeder Rasse und Kombination 100 Blüten verschiedener Exemplare und berechnete aus der Gesamtsumme den Mittelwert. 1933 dagegen wurde der Mittelwert für jede Pflanze gesondert berechnet, und zwar bei *V. aquatica*, *V. anagalloides* und *V. oxycarpa* aus je 10, bei den übrigen Rassen und Kombinationen aus 20 Blütenmessungen pro Exemplar.

Veronica Anagallis.

Rasse III (subsp. *divar.* f. *contig.*)
Landform 1932 (Mittel aus 100 Bl. verschiedener Exemplare):
6,93 mm
Landform 1933 (Mittel aus 20 Bl. pro Exemplar):
6,4 6,6 6,6 6,7 6,7 6,8 7,0 mm

Rasse VI (subsp. *divar.* f. *typica*).
1932 (Mittel aus 100 Bl. verschiedener Exemplare):
Landform 5,31, Seichtwasserform 5,29
Landform 1933 (Mittel aus 20 Bl. pro Exemplar):
5,0 5,1 5,1 5,1 5,2 5,2 5,3 mm

Rasse I (subsp. *genuina*).
Landform 1932 (Mittel aus 100 Bl. verschiedener Exemplare):
5,16 mm
Landform 1933 (Mittel aus 20 Bl. pro Exemplar):
4,8 4,8 4,9 5,0 5,0 5,0 5,0 mm

F_1 Rasse I × III.

Landform 1933 (Mittel aus 20 Bl. pro Exemplar):

5,3 5,3 5,5 5,5 5,6 5,6 5,6 5,7 5,7 5,7 mm

F_1 Rasse III × VI.

Landform 1933 (Mittel aus 20 Bl. pro Exemplar):

5,8 5,8 6,0 6,0 6,0 6,0 6,1 6,1 6,2 6,3 mm

F_1 Rasse I × VI.

Landform 1933 (Mittel aus 20 Bl. pro Exemplar):

5,4 5,4 5,4 5,5 5,5 5,6 5,6 5,6 5,6 5,7 mm

Veronica aquatica.

Rasse I (subsp. *laticarpa*).

Landform 1932 (Mittel aus 100 Bl. verschiedener Exemplare):

5,13 mm

Landform 1933 (Mittel aus 10 Bl. pro Exemplar):

4,7 4,7 4,8 4,8 4,8 5,0 5,0 5,0 5,1 5,1 5,1 5,2 5,2 5,2 5,3 mm

Veronica anagalloides.

(Mittel aus 10 Blüten pro Exemplar.)

Rasse I.

Landform 1933: 3,4 3,4 3,5 3,6 3,7 mm

Seichtwf. 1933: 3,7 3,7 3,8 3,9 3,9 mm

Rasse II.

Seichtwf. 1933: 3,4 3,5 3,6 3,6 3,7 mm

Rasse III.

Landform 1933: 3,2 3,2 3,2 3,2 3,2 mm

Rasse V.

Landform 1933: 5,0 5,2 5,2 5,3 5,4 mm

Veronica oxycarpa.

var. Turcmenica.

Landform 1932 (Mittel aus 100 Bl. verschiedener Exemplare):

5,62 mm

Landform 1933 (Mittel aus 10 Bl. pro Exemplar):

5,6 5,7 5,8 5,8 5,8 5,9 5,9 5,9 5,9 5,9 6,0 6,0 6,0 6,0 6,1 mm

F_1 V. Anagallis Rasse III × V. aquatica Rasse I.

Landform 1932 (Mittel aus 100 Bl. verschiedener Exemplare):

6,96 mm

F_1 V. Anagallis Rasse VI × V. aquatica Rasse I.

Landform 1932 (Mittel aus 100 Bl. verschiedener Exemplare):

5,96 mm

V. Umbildungsversuche.

(Überführung der Landform in die submerse Form.)

Versuch I.

Am 15. V. 1931 wurden je 20 6 Wochen alte Landsämlinge der Stammpopulation der *V. Anagallis* Rasse III (subsp. *divar.* f. *contig.*), der Stammpopulation der *V. aquatica* Rasse I (subsp. *laticarpa* var. *dasypoda* Uechtr.) und der *V. Beccabunga* in Töpfen in einem Bassin

unter Wasser gebracht. Die Wassertiefe betrug zunächst 16—18 cm, sie wurde im Verhältnis zum Wachstum der Pflanzen im Laufe des Sommers allmählich auf 80 cm erhöht. Die Exemplare der *V. Beccabunga* gingen sämtliche schon in den ersten 3 Wochen zugrunde. (Dasselbe war der Fall bei einem zweiten Versuch mit 70 8 Wochen alten Landsämlingen der *V. Beccabunga*.) Aus den Exemplaren der beiden anderen Arten entwickelten sich die von Glück beschriebenen Wasserformen. Dabei zeigte *V. Anagallis*, deren submerse Form im Freien bisher nur in fließendem Wasser beobachtet wurde, in dem stehenden des Bassins ein geringeres Wachstum als *V. aquatica*.

Die Stengel waren bei den submersen Formen beider Arten sehr schlaff, bei *V. Anagallis* 35—50 cm hoch, reichlich verästelt, bei *V. aquatica* 55—70 cm hoch, nahezu unverzweigt, bei *V. Anagallis* völlig kahl, bei *V. aquatica* Rasse I an den mittleren und oberen Internodien dicht zottig behaart. Die Blätter waren bei *V. Anagallis* f. *submersa* am Grunde ± stark verschmälert, zum Teil in einen kurzen Stiel ausgezogen, in der Regel 1½—2½ mal so lang als breit, während *V. aquatica* f. *submersa* durchweg halbstengelumfassende Blätter aufwies, die 4½ bis 7mal so lang als breit waren.

Bei den Blattspreiten der submersen Formen beider Arten bestand das Mesophyll in Anpassung an den geminderten Lichtzutritt nur aus einigen Lagen meist quergestreckter, gleichartiger Assimilationszellen, während es bei den wesentlich dickeren Luftblättern der Seichtwasser- und Landform deutlich in Palisaden- und Schwammparenchym gegliedert ist. Spaltöffnungen waren an den submersen Blättern auf beiden Seiten ausgebildet, jedoch in geringerer Anzahl als an den Luftblättern.

Versuch II.

Am 7. V. 1933 pflanzte ich je 20 9 Wochen alte Landsämlinge der *V. aquatica* Rasse I (subsp. *latic.* var. *dasypoda*) und der Rasse III (subsp. *laticarpa* var. *glabra*) in ein Bassin, dessen Boden 25 cm hoch mit Erde bedeckt war. Am 20. V. ließ ich so viel Wasser ein, daß die Sämlinge vollständig bedeckt wurden. Im Verhältnis zum Wachstum der Pflanzen wurde dann der Wasserspiegel allmählich erhöht, und zwar wurde er jeweils etwa 5—7 cm über den höchsten Sproßgipfeln gehalten. Am 31. VIII. wurde der Versuch abgebrochen, da einige Pflanzen sich in Vermehrungstriebe aufzulösen begannen.

Bei den submersen Exemplaren der Rasse I war die Hauptachse meist nur am Grunde verzweigt; die an den unteren Knoten meist wurzelnden Seitenachsen, welche oft die Länge der Hauptachse erreichten, waren

in der Regel völlig ungeteilt; die Höhe der Pflanzen betrug 40—60 cm. Bei der Rasse III war die Verzweigung etwas stärker und die Höhe geringer, nur 30—45 cm. Bezüglich der Behaarung des Stengels zeigten die Wasserformen der beiden Rassen erhebliche Unterschiede. Bei *V. aquatica* Rasse I folgten auf die untersten 15—20 meist kahlen Internodien (gelegentlich waren an den 2 untersten noch die Sämlingshaare sichtbar) 2—6 locker behaarte und auf diese 10—17 sehr dicht behaarte Internodien. (Die obersten 1—2 noch unausgebildeten waren oft wieder lockerer behaart; zwischen den kahlen traten bisweilen vereinzelte behaarte Internodien auf und umgekehrt; kleinere Seitentriebe zeigten oft eine unregelmäßigere Behaarung.) Bei *V. aquatica* Rasse III dagegen waren nur wenige Internodien des mittleren oder oberen Stengels spärlich bis locker behaart oder der Stengel ± kahl; die Haare waren kürzer als bei Rasse I und auf keinem Internodium so dicht wie bei dieser.

C. Chromosomale Untersuchungen.

I. Material und Methodik.

Untersucht wurde ein Teil der oben beschriebenen, im botanischen Garten kultivierten reinen Linien. Die Bestimmung der Chromosomenzahl erfolgte bei der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen. Vor der Fixierung wässerte ich in der Regel die Blütenknospen 5—6 Stunden in fließendem Wasser (Kihara 1927). Als Fixiermittel diente meist das Carnoy-Chloroform-Gemisch. In einigen Fällen fixierte ich — ohne vorheriges Wässern — zunächst kurz mit Carnoy und darauf mehrere Stunden mit Flemming. Die Dicke der Mikrotomschnitte betrug 8 μ; gefärbt wurde nach Heidenhain.

Die in der Gattung *Veronica* häufige Verklumpung der Chromosomen (vgl. Huber und Graze) erschwerte die Untersuchung nicht unerheblich. Da außerdem die Reduktionsteilung sehr rasch verläuft und deshalb Teilungsbilder nur verhältnismäßig selten zu finden sind, mußte ein sehr umfangreiches Material geschnitten werden, um genügend brauchbare Präparate zu erhalten. Aus diesen Gründen war es mir auch nicht möglich, die zytologischen Verhältnisse der untersuchten Arten, die mancherlei Besonderheiten aufzuweisen scheinen, im Rahmen der vorliegenden Arbeit völlig und endgültig zu klären.

II. Die einzelnen Arten.

1. Veronica Anagallis.

Von dieser Art untersuchte ich die Rassen I (subsp. *genuina*), III (subsp. *divaricata* f. *contigua*) und VI (subsp. *divaricata* f. *typica*). In zahlreichen Platten der ersten und zweiten Reifeteilung konnte mit Sicherheit die Haploidzahl 18 festgestellt werden; in einer somatischen Metaphase im Kronblattgewebe wurden 36 Chromosomen gezählt. Diakinesestadien sah ich in Pollenmutterzellen der Rasse III. Es traten dort

sehr häufig Figuren auf, die als Quadrivalente gedeutet werden mußten. Die Anzahl der Multivalenten im Diakinesekern schwankte von 3—8. Meist zählte ich 5—7 Quadrivalente und 4—8 Bivalente. Fig. 16 und 17 zeigen Metaphasen der heterotypischen resp. homöotypischen Teilung. Einzelne Chromosomen liegen paarweise genähert.

Fig. 16. *V. Anagallis* Rasse III. Heterotypische Metaphase.

Fig. 17. *V. Anagallis* Rasse III. Homöotypische Metaphase.

2. Veronica aquatica subsp. laticarpa.

In der Metaphase der ersten (Fig. 18) und zweiten Reifeteilung zählte ich bei *V. aquatica* Rasse I 18 Chromosomen, die Bilder der Diakinese entsprechen denen bei *V. Anagallis* Rasse III.

3. Veronica oxycarpa var. Turcmenica.

In der Kernplatte der 1. Teilung (Fig. 20) treten 9 unter sich gleiche Einheiten auf, die durch ihr viereckig-rahmenförmiges Aussehen auffallen. In Metaphasen der 2. Teilung (Fig. 21) konnte ich ebenfalls mehrfach einwandfrei 9 Einheiten feststellen. Diese besitzen ein ähnliches Aussehen wie die Figuren der 1. Teilung. Bei allen (oder nahezu allen) 9 Elementen ist eine helle Stelle in der Mitte gut erkennbar. Eine Struktur ist jedoch weniger deutlich und die Figuren sind kleiner. In der Diakinese zählte ich ebenfalls mehrfach 9 Elemente. Alle 9 hatten stets das Aussehen von Quadrivalenten. Fig. 19 zeigt einige der in der späten Prophase und in der Diakinese auftretenden Figuren.

Fig. 18. *V. aquatica* Rasse I (subsp. *laticarpa*). Heterotypische Metaphase.

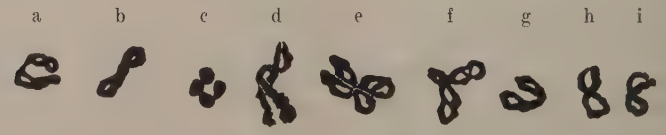


Fig. 19. *V. oxycarpa* var. *Turcmenica*. a u. b Figuren der späten Diakinese, c—i Figuren der frühen Diakinese.

4. Veronica anagalloides.

Die beiden untersuchten Rassen I und II verhielten sich völlig gleich. Die Diakinese (Fig. 22) bietet einen etwas anderen Anblick als die der vorigen Art, doch sind wohl auch hier alle 9 auftretenden Bestandteile als Multivalente anzusprechen. Die Zählung mehrerer Kernplatten der 1. und 2. Teilung ergab mit Sicherheit 9 Einheiten. In der Metaphase der heterotypischen Teilung konnte oft ein heller Fleck in der Mitte aller 9 Einheiten beobachtet werden. Eine Struktur war jedoch nicht deutlich, die Erscheinung wurde infolgedessen in der Fig. 23 nicht berücksichtigt. Die Bestandteile der Metaphase der homöotypischen Teilung (Fig. 24) hatten zumeist ein normales Aussehen.

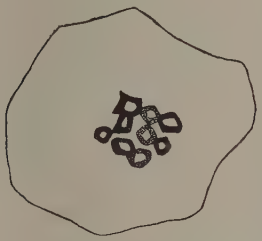


Fig. 20. *V. oxycarpa* var. *Turcmenica.* Heterotypische Metaphase.

Fig. 21. *V. oxycarpa* var. *Turcmenica.* Homöotypische Metaphase.

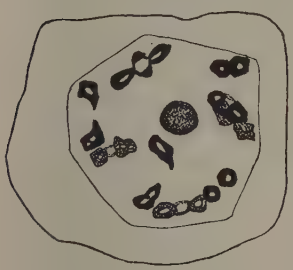


Fig. 22. *V. anagalloides* Rasse II. Diakinese.

Fig. 23. *V. anagalloides* Rasse I. Heterotypische Metaphase.

Fig. 24. *V. anagalloides* Rasse I. Homöotypische Metaphase.

5. Veronica Americana.

In Metaphasen der 1. und 2. Teilung beobachtete ich 18 Einheiten, die fast immer alle eine helle Stelle in der Mitte zeigten. Diese war jedoch nur wenig deutlicher als bei *V. anagalloides* und wurde daher in der Fig. 25 ebenfalls nicht in die Figuren eingezeichnet. Diakinesen fand ich in meinen Präparaten nur wenige,

Fig. 25. *V. Americana.* Homöotypische Metaphase.

schlecht fixierte; offenbar treten in diesem Stadium ähnliche Figuren auf wie bei *V. oxycarpa* var. *Turcmenica*. In einer somatischen Kernplatte der Wurzelspitze zählte ich 36 Chromosomen.

6. Veronica Beccabunga.

A. Huber (1927) stellte für diese Art die Diploïdzahl 18 in Wurzelspitzen mit Sicherheit fest. Für die Metaphase der heterotypischen und homöotypischen Teilung der Pollenmutterzellen konnte sie die Zahl 9 wegen der überaus starken Verklumpung der Chromosomen nur als „sehr wahrscheinlich" angeben. Ich selbst konnte in einer Metaphase der 2. Teilung deutlich 9 Einheiten zählen. Gut fixierte Diakinesestadien habe ich von *V. Beccabunga* noch nicht gesehen.

III. Besprechung der Ergebnisse.

Nach den vorliegenden Untersuchungen ist für die Sektion *Beccabunga* n = 9 als Grundzahl anzunehmen. *V. Anagallis* und *V. aquatica* (beide n = 18) sind als tetraploide Formen aufzufassen. Die große Häufigkeit der Bildung von Quadrivalenten spricht für Autopolyploidie. *V. Beccabunga* (2 n = 18, n = 9) muß wohl als diploide Form angesehen werden, sie ist jedoch sicher nicht Stammform der tetraploiden Arten. Bei *V. oxycarpa* var. *Turcmenica* und *V. anagalloides* kann an Hand der vorliegenden Präparate noch nicht mit Sicherheit entschieden werden, ob es sich um diploide Formen handelt, oder ob verkappte Tetraploidie vorliegt. Die Bilder der Metaphase I lassen beide Möglichkeiten offen, denn es ist zweifelhaft, ob die in diesem Stadium auftretenden 9 Figuren als (durch 2 Chiasmata verbundene) Bivalente oder als Quadrivalente zu deuten sind. Die Verhältnisse in der Diakinese sprechen für Polyploidie.

Eine sichere und endgültige Klärung der karyologischen Verhältnisse in der Sektion *Beccabunga* bleibt einer künftigen eingehenderen Untersuchung vorbehalten. Vor allem wird die Frage zu klären sein, ob die Gestalt der schwer deutbaren Figuren, die in der heterotypischen und homöotypischen Metaphase bei *V. oxycarpa*, *V. anagalloides* und *V. Americana* auftreten, in irgendeiner Weise durch die Fixierung beeinflußt wird.

D. Theoretische Auswertung der Gesamtergebnisse.

I. Ursachen der Formenmannigfaltigkeit.

Der überaus große Formenreichtum der Sektion *Beccabunga* ist einerseits begründet in der sehr weitgehenden Modifikationsfähigkeit der Arten, in weit höherem Maße jedoch in dem Auftreten erblich fixierter Variationen. Modifizierbar durch die Einflüsse der Umwelt sind vor

allem folgende Eigenschaften: Wuchsform, Stengelhöhe, Blattgröße — bei einem Teil der Arten die Blattstielung —, Länge der Infloreszenzen usw. Erbliche Unterschiede treten vor allem auf bezüglich: Länge, Stellung und Insertionsdichte der Fruchtstiele, Behaarung der Infloreszenzen und Stengel, Größe, Form und Farbe der Blüten, Gestalt der Kapseln und Kelchblätter, Form und Stielung der Blätter, Wuchsform und Stengelhöhe. Die Entscheidung, ob im einzelnen Fall eine standortsbedingte oder eine erbliche Form vorliegt, ist vor allem dann schwierig, wenn es sich um Eigenschaften handelt, die sowohl durch Modifikation, wie durch erbliche Faktoren beeinflußt werden, wie z. B. Wuchsform, Stengelhöhe usw.

Bei flüchtiger Betrachtung könnte man auf den Gedanken kommen, daß das verwirrende Durcheinander der Formen, das vor allem innerhalb des um *V. Anagallis* gruppierten Artenkreises herrscht, auf einfaches Spalten verhältnismäßig weniger Faktoren in mendelistischem Sinne zurückzuführen sei. Vergleicht man aber die Formen etwas genauer, so findet man, daß dasselbe Merkmal, das bei 2 (durch andere Merkmale) verschiedenen Formen scheinbar in gleicher Ausbildung auftritt, in den beiden Fällen fast nie gleich, sondern quantitativ und qualitativ verschieden ist. So besitzen z. B. die Rasse VI der *V. Anagallis* und die Rasse I der *V. aquatica* drüsige Infloreszenzen. Bei *V. Anagallis* Rasse VI sind jedoch die Kelche behaart, bei *V. aquatica* Rasse I ± kahl; die Drüsenhaare sind bei *V. aquatica* Rasse I deutlich länger und besitzen größere Köpfchen als bei *V. Anagallis* VI. Ähnliche Beispiele ließen sich in großer Zahl anführen. Noch deutlicher geht die Tatsache, daß die Formbildung auf anderem Wege erfolgt, aus den Ergebnissen der chromosomalen und hybridologischen Untersuchungen hervor.

Nach den zytologischen Befunden kann die Neubildung erblicher Formen in der Beccabungagruppe durch Chromosomenverdopplung erfolgen. Wahrscheinlich ist dabei autopolyploide Entstehung der Tetraploidformen anzunehmen.

Die bei den hybridologischen Untersuchungen in Erscheinung tretenden Sterilitätsgrenzen lassen es sehr unwahrscheinlich erscheinen, daß bei der Entstehung neuer Formen Kombination die Hauptrolle spielt. Kreuzungen zwischen morphologisch sehr nahe stehenden Formen lieferten entweder fast gar keine Samen oder ergaben (wie z. B. *V. Anagallis* × *V. aquatica*) eine nahezu völlig sterile F_1. Nur bei den Bastarden einiger Anagallisrassen war die Fertilität so groß, daß man an die Bildung neuer Formen durch Umkombination denken kann. Solche Bastarde kommen jedoch in der Natur wohl nicht besonders häufig vor, da bei allen Formen Selbstbestäubung Regel scheint.

Aus freibestäubten Samen von Exemplaren der *V. Anagallis*, die im Versuchsland dicht neben Exemplaren anderer Rassen gestanden waren, zog ich in mehreren Fällen eine völlig homogene Nachkommenschaft auf. Bei künstlich erzwungener Selbstbestäubung war der Samenansatz bei Pflanzen der 3. Inzuchtgeneration noch völlig normal.

Man wird daher annehmen dürfen, daß Mutation den wesentlichsten Faktor bei der Rassenbildung darstellt. Die hohe Selbstfertilität bewirkt, daß kleinste, durch Mutation entstandene Besonderheiten, sofern nur einmal ein Individuum sie homozygotisch aufweist, an alle Nachkommen dieses Individuums in gleicher Weise weitergegeben werden. Auf Mutationsuntersuchungen dürfte also in Zukunft in unserer Gruppe besonderer Wert zu legen sein.

II. Anwendung der hybridologischen Ergebnisse auf die Probleme der Artbegrenzung.

Schon seit längerer Zeit sind Bestrebungen im Gange, die vielfach noch gebräuchlichen, mehr oder weniger gefühlsmäßigen Methoden der Artabgrenzung durch eine auf sicherer experimenteller Basis beruhende Definition der Art zu ersetzen.

Wichtig sind in dieser Richtung vor allem die Arbeiten Turessons und Dansers. Sie sind bislang nur wenig bekannt geworden, weshalb im folgenden zunächst die von den beiden Autoren eingeführten Begriffe kurz definiert werden sollen.

Turesson.

Als Oecospecies bezeichnet Turesson „eine Amphimiktenpopulation, deren sämtliche in der Natur vorkommenden Konstituenten miteinander vitale und fertile Nachkommen geben, die aber mit Konstituenten jeder anderen Population in der Natur weniger vitale und mehr oder weniger sterile Nachkommen gibt". — Aus der Oecospeciespopulation selektiert jeder Standort seinen Oecotypus, d. h. eine verengte Population aus den Biotypen, die sich an ihm als die lebenskräftigsten erweisen. — Mehrere Oecospecies können zu einer Coenospecies gehören. Unter einer Coenospecies versteht Turesson einen „Populationskomplex, dessen Konstituenten auf Grund von Vitalitäts- und Sterilitätsgrenzen sich in der Natur zu Arteinheiten niedrigerer Ordnung gruppieren, denen aber doch aus morphologischen, zytologischen oder experimentellen Tatsachen gemeinsamer Ursprung zuzuschreiben ist". „... all individuals capable of gene exchange by direct or indirect crossing belong to one and the same coenospecies." Die Nachkommen aus Bastardierungen zwischen verschiedenen Oecospecies einer Coenospecies werden, da sie „weniger vital und mehr oder weniger steril" sind und von der Selektion eliminiert werden, in der Natur nur selten angetroffen. Nur wenn die natürliche Selektion im Kulturversuch aufgehoben wird, erhält man den Gesamtbiotypenkomplex der Coenospecies. (Sterilität zwischen Individuen, die in bezug auf Sterilitätsfaktoren isogen sind, und Avitalität, beruhend auf Homozygotie in Letalfaktoren, haben keinen Einfluß auf die Begrenzung der Arteinheiten.) Die Linnéschen Arten entsprechen (wenn man von apomiktischen — Agamospecies Tur. — absieht) teils Coenospecies, teils Oecospecies. Ein Beispiel für den ersten Fall bietet *Viola tricolor* L. Diese Großart gliedert sich in mehrere Formenkomplexe (*Viola tricolor* sens. str., *Viola arvensis* Murr. usw.), die sich ohne Schwierigkeit miteinander kreuzen lassen. Die Hybriden sind in großer Ausdehnung fertil, je-

doch viel weniger vital als die Eltern. Der gesamte Formkomplex, der entsteht, wenn man die Unterarten miteinander kreuzt, gehört nach der Definition Turessons zu einer und derselben Coenospecies. Sich selbst überlassen, würde diese auf experimentellem Wege teilweise rekonstruierte Coenospecies wieder in die Oecospecies *V. tricolor* sens. str., *V. arvensis* Murr usw. zerfallen, unter weitgehender Elimination der überbrückenden, weniger vitalen Kombinationen.

Danser.

Den Begriffen Oecotypus, Oecospecies und Coenospecies Turessons sind nah verwandt die Begriffe Convivium, Commiscuum und Comparium Dansers. Unter einem Comparium versteht dieser eine Vereinigung von Individuen, welche direkt oder indirekt durch Bastardierungsmöglichkeit miteinander verbunden sind. „Zwei Individuen sind durch Bastardierungsmöglichkeit miteinander verbunden, wenn sie miteinander bastardierbar sind, gleichviel ob die Bastarde mehr oder weniger lebensfähig und zu weiterer Fortpflanzung imstande sind oder nicht.“ Commiscuum nennt Danser eine Vereinigung von Individuen, welche direkt oder indirekt durch Vermischungsmöglichkeit miteinander verbunden sind. „Zwei Individuen sind durch Vermischungsmöglichkeit miteinander verbunden, wenn sie miteinander bastardierbar sind und die aus der Bastardierung stammenden Individuen lebensfähig sind und entweder durch Kreuzung untereinander oder durch Selbstbefruchtung sich fortpflanzen können, so daß in weiteren Generationen nach den Gesetzen von Segregation und Neukombination eine Nachkommenschaft von Individuen entsteht, welche die Eigenschaften der zwei Stammindividuen in verschiedener Weise in sich vereinigen und eine Reihe von Zwischenformen zwischen diesen Individuen bilden.“ Bastarde zwischen zwei Commiscuen eines Compariums sind nicht imstande, durch Kreuzung untereinander oder durch Rückkreuzung mit den Stammeltern eine Reihe von intermediären Formen zwischen den beiden bastardierten Commiscuen zu bilden und die beiden Commiscuen zu vermischen. Sie sind minder fertil und weniger vital, oder es entstehen (bei Rückkreuzung) nur solche lebensfähige Formen, die zu den Stammcommiscuen zurückkehren. Als Convivien endlich bezeichnet Danser „mehr oder weniger scharf unterscheidbare, durch größere Ähnlichkeit zusammengehörige und durch irgendeinen Umstand betreffs der Fortpflanzung zusammengehaltene Individuengruppen innerhalb eines Commiscuums“.

Vergleich der beiden Terminologien.

Die Begriffe Oecotypus und Convivium kommen einander sehr nahe. „Oecotypen sind Convivien, aber nicht alle Convivien sind Oecotypen. Der Begriff Convivium ist viel weiter gefaßt, wie aus einer Vergleichung der Definitionen ersichtlich ist. Oecotypen sind Convivien, welche ökologischen Ursachen ihre Entstehung verdanken.“ (Danser in Genetica 1929, 438.)

Oecospecies und Commiscuum sind wohl Synonyme.

„Coenospecies and comparium are not synonymous. Comparium may include types which can be crossed but give completely sterile or unviable hybrids. In such cases the exchange of genes is impossible whereas gene exchange, direct or indirect, is possible between all the individuals of a coenospecies.“ (Müntzing, Tedin and Turesson 1931, 7.)

Es ist hier nicht der Ort, näher auszuführen, welch großen Fortschritt es bedeuten würde, wenn in Zukunft in der Genetik und Phylogenetik bei Auseinandersetzungen theoretischer Natur der vieldeutige Begriff „Art“ durch Begriffe ersetzt würde, die sich auf realen, in der Natur vorhandenen Einheiten aufbauen, wie das bei den von Turesson und Danser geprägten der Fall ist. Welchen der beiden Terminologien dabei der Vorzug gebührt, kann hier nicht untersucht werden.

Ein klares Auseinanderhalten der natürlichen Einheiten, die den Begriffen Turessons und Dansers zugrunde liegen, ist aber auch für die Systematik dringendstes Erfordernis. Fraglich ist nur, ob und auf welche Weise die Begriffe der Systematik diesen natürlichen Einheiten angepaßt werden können.

Danser schlägt vor, die Arten in Zukunft so abzugrenzen, daß sie so viel als möglich den Commiscuen gleich werden, er erweckt dadurch ein sehr altes Prinzip der Artabgrenzung wieder zum Leben. Die Gründe für und wider die allgemeine Durchführung dieses Vorschlages abzuwägen, ist hier nicht unsere Sache.

Wir wollen vielmehr nun versuchen, die Begriffe Turessons und Dansers auf die Verhältnisse in der Sektion *Beccabunga* zu übertragen.

Nach den bis jetzt vorliegenden hybridologischen Untersuchungen haben wir in der Sektion *Beccabunga* wohl 2 Comparien zu unterscheiden. Zu dem einen gehören *V. Beccabunga* und *V. Americana*, zu dem andern *V. Anagallis*, *V. aquatica* (subsp. *laticarpa* und var. *Lusitana*), *V. anagalloides*, *V. oxycarpa* (var. *Turcmenica*) und vermutlich auch *V. lysimachioides*[1]), *V. beccabungoides*[1]), *V. Michauxii*[1]), *V. poljensis*[1]) und *V. scardica*[2]). Beide Artengruppen stellen Comparien, nicht dagegen Coenospecies im Sinne Turessons dar, denn Genaustausch ist zwischen den kreuzbaren Arten praktisch unmöglich.

Die Rassen der *V. Anagallis*, *V. aquatica*, *V. anagalloides* usw. sind Convivien, dagegen keine Oecotypen. Denn obschon sie mitunter auch in ökologischer Hinsicht Unterschiede aufweisen mögen, so werden sie doch nicht durch die selektierende Wirkung von Standortsfaktoren gebildet, sondern verdanken ihr Bestehen ihrer hohen Selbstfertilität, die es ermöglicht, daß mehrere an sich vermischbare Formen am selben Standort nebeneinander leben können, ohne miteinander zu verschmelzen.

Auch die Bezeichnung Commiscuum scheint den Verhältnissen in der Sektion *Beccabunga* besser angepaßt zu sein als der synonyme Ausdruck Oecospecies Turessons. Die Fähigkeit, verschiedene Standorte zu bewohnen, gründet sich bei den von Turesson untersuchten Arten darauf, daß sie ein heterogenes Biotypenmaterial umfassen, aus dem jeder Standort die jeweils am besten angepaßten Biotypen herausselektiert, bei den Arten der Sektion *Beccabunga* dagegen auf eine weitgehende somatische Variabilität. Bei Uferpflanzen, die vor allem den

1) Vgl. Repert. Spec. nov. Beih. XC.

2) Daß eine der 5 letztgenannten, noch nicht hybridologisch untersuchten Arten mit Konstituenten beider Formkomplexe kreuzbar ist und dadurch alle Arten der Sektion *Beccabunga* sens. str. zu einem Comparium verbindet, ist sehr unwahrscheinlich. Eher läßt sich denken, daß die um *V. Anagallis* gruppierten Arten sich auf zwei Comparien verteilen. — Die Sektion würde dann 3 Comparien umfassen. —

sehr rasch wechselnden Wasserstandsverhältnissen angepaßt sein müssen und bei denen zudem meist vegetative Vermehrung häufig ist, dürfte ganz allgemein der Grad der Modifikationsfähigkeit für die Möglichkeiten der Besiedelung ausschlaggebender sein als die Zahl ökologisch verschiedener Biotypen. (Vgl. auch die Angaben Dansers über *Polygonum amphibium*, Gen. 1929, 439!)

In dem Comparium *V. Beccabunga* + *V. Americana* umgrenzt jede der beiden Arten ein Commiscuum. Die Zahl der Convivien ist offenbar bei beiden Commiscuen gering. Vielleicht hängt dieser Umstand mit der bei *V. Beccabunga* und *V. Americana* besonders großen Häufigkeit vegetativer Fortpflanzung zusammen.

Im zweiten Comparium lassen sich die Commiscuengrenzen an Hand der bislang ausgeführten Kreuzungsversuche noch nicht mit Sicherheit feststellen. Bei den Bastarden, die zwischen Rassen der *V. Anagallis* erzeugt wurden, war die Fertilität mehr oder weniger herabgemindert, doch ist trotzdem zu vermuten, daß eine hybridologische Untersuchung sämtlicher zur subsp. *genuina* und subsp. *divaricata* gehörigen Rassen deren direkte oder indirekte Vermischbarkeit und damit ihre Zugehörigkeit zu ein und demselben Commiscuum erweisen würde. Die Rassen der *V. aquatica* subsp. *laticarpa* sind wohl sicher ebenfalls durch Vermischungsmöglichkeit miteinander verbunden (Kreuzungen wurden noch nicht ausgeführt). Die Bastarde *V. Anagallis* (subsp. *gen.* und subsp. *divar.*) × *V. aquatica* subsp. *laticarpa* und *V. aquatica* subsp. *laticarpa* × *V. aq.* var. *Lusitana* sind fast völlig steril. (Der Bastard *V. Anagallis* × *V. aquat.* var. *Lusitana* wurde noch nicht erzeugt, er ist wohl ohne Zweifel ebenfalls steril.) Ob die 3 Formenkreise 3 getrennten Commiscuen angehören oder ob indirekte Vermischungsmöglichkeiten bestehen, läßt sich auf Grund der bis jetzt vorliegenden Untersuchungen nicht entscheiden. Auf alle Fälle wird es zweckmäßig sein, an den zwei Artbegriffen *V. Anagallis* und *V. aquatica* festzuhalten. Die Frage, welcher der beiden Arten die var. *Lusitana*, var. *elata* und andere in morphologischer Hinsicht verbindende Formen zuzuweisen sind, kann endgültig nur durch zukünftige ausgedehnte hybridologische Untersuchungen geklärt werden. *V. anagalloides* und *V. oxycarpa* var. *Turcmenica* sind unter sich und mit *V. Anagallis* und *V. aquatica* nicht vermischbar. Indirekte Vermischungsmöglichkeit dürfte kaum bestehen. Ebenso kann mit Sicherheit angenommen werden, daß *V. Michauxii*, *V. poljensis* und *V. scardica* drei weitere Commiscuen bilden. Die Formen der Sektion *Beccabunga* sens. str. würden sich also auf mindestens 8—10 verschiedene Commiscuen verteilen. Anerkennen wir den Grundsatz, daß eine Art nach Möglichkeit ein Commiscuum umgrenzen soll, so ist die Unter-

scheidung einer ebenso großen Anzahl von Arten gerechtfertigt. Die Grenzen der Commiscuen sind im einzelnen vielfach noch unbekannt, die Grenzen der Arten daher vielfach noch korrekturbedürftig.

Die Entstehung von Commiscuen wird in der Sektion *Beccabunga* wohl zum Teil durch chromosomale Veränderungen verursacht. Vermischbar sind offenbar nur Formen, die gleiche chromosomale Verhältnisse aufweisen. Dagegen kann man nicht sagen, daß allgemein zwischen Bastardierungsfähigkeit und Chromosomenzahl eine direkte Beziehung bestehe. So läßt sich z. B. *V. Beccabunga* (n = 9) mit *V. Americana* (n = 18) leicht kreuzen, nicht dagegen mit *V. anagalloides* (n = 9).

Bei der systematischen Unterteilung der Arten ist es unmöglich, von den einzelnen Convivien auszugehen. Vielmehr müssen alle bezüglich eines hervorstechenden Merkmals übereinstimmende Convivien in einer Untergruppe vereinigt werden. Eine solche Gruppe kann natürlich phylogenetisch uneinheitliche Formen vereinigen.

Literatur.

Danser, B. H., Über die niederländisch-indischen Stachytarphetaarten und ihre Bastarde nebst Betrachtungen über die Begrenzung der Arten im allgemeinen. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg **40** (1929). — Ders., Über die Begriffe Comparium, Commiscuum und Convivium. Genetica **11** (1929) 399—450. — Darlington, C. D., Recent advances in Cytology. London 1932. — Glück, H., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. III, Jena 1911. — Graze, H., Die chromosomalen Verhältnisse in der Sektion Pseudolysimach. der Gattung *Veronica*. Jahrb. f. wiss. Bot. **77** (1932). — Huber, A., Beiträge zur Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen in der Gattung *Veronica*. I. Die Kernuntersuchungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **66** (1927). — Internationale Regeln: Briquet, J., Intern. Rgln. d. Bot. Nomenkl. Jena 1912. — Kerner, A. v. Marilaun, Pflanzenleben II (2. Aufl.) 1898. — Kihara, H., Über die Vorbehandlung pflanzlicher Objekte bei der Fixierung der Pollenmutterzellen. Bot. Mag. Tokyo **41** (1927). — Kinzel, W., Neue Tabellen zu Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. 1926. — Klebs, G., Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903. — Krösche, E., Zum Formenkreis von *V. Anagallis* L. und *V. aquatica* Bernh. Allg. Bot. Zeitschr. **18** (1912). — Lackschewitz, P., *Veronica Anagallis* L. und *V. aquatica* Bernh. (Russisch). Act. Hort. Jurj. IX. 1908 (Dorpat). — Müntzing, A., Tedin, O., and Turesson, G., Field studies and experimental methods in taxonomy. Hereditas **15** (1931). — Sernander, R., Den Skandinav. vegetat. spridningsbiologie (zur Verbreitungsbiologie der Skandinav. Pflanzenwelt). Upsala 1901. — Turesson, G., Zur Natur und Begrenzung der Arteinheiten. Hereditas **12** (1929).

Erklärung zu Tafel II.

A

a *V. Anagallis* Rasse III; b *V. Anagallis* Rasse VI; c *V. Anagallis* Rasse I; d *V. oxycarpa* var. *Turcmenica*; e *V. aquatica* Rasse I (subsp. *laticarpa*); f *V. anagalloides* Rasse I; g *V. anagalloides* Rasse V; h *V. Beccabunga*; i *V. Beccabunga* × *V. Americana*; k *V. Americana*. 3× vergrößert. Gemalt von P. Schuler-Tübingen.

B

a—e: F_2 *V. Anagallis* Rasse III × *V. aquatica* Rasse I; f: F_1 *V. Anagallis* Rasse III × *V. aquatica* Rasse I; g—n: F_2 des Rassenbastards *V. Anagallis* Nr. 19 × *V. Anagallis* Nr. 1; o: F_1 *V. Anagallis* Nr. 19 × *V. Anagallis* Nr. 1 (vgl. S. 335). 3× vergrößert. Gemalt von P. Schuler-Tübingen.

Anatomische Analyse einiger Erscheinungen bei der Reifung des Weizenkorns.

Von **W. G. Alexandrov** und **O. G. Alexandrova.**

Mit 5 Abbildungen im Text.

(Aus dem Institut für angewandte Botanik in Leningrad.)

In der landwirtschaftlichen Praxis unterscheidet man beim Weizenkorn seit jeher bestimmte Stadien der Reifung. Milch-, Wachs- und Vollreife des Weizenkorns sind Begriffe, die ganz bestimmte Vorstellungen über die aufeinanderfolgenden Zustände des reifenden Weizenkorns ausdrücken. Von morphologischer Seite ist somit der Reifungsvorgang des Weizenkorns ziemlich genau umschrieben. Vom chemischen Standpunkt sind alle Entwicklungsstadien des Weizenkorns von der Befruchtung bis zur Vollreife genügend eingehend untersucht worden. Was aber eine anatomische Charakteristik dieses Vorgangs betrifft, so liegen hier die Verhältnisse wesentlich anders. Soweit uns bekannt ist, fehlt es bisher an Arbeiten, die imstande wären, ein klares Bild über den Zellinhalt der Einzelheiten des Weizenkorngewebes in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien zu entwerfen. Im besonderen bezieht sich das auf das Endosperm. Die Samenschale ist viel eingehender als der stärkeführende Teil des Endosperms studiert worden. Die Zahl der Veröffentlichungen, die über die Entwicklung des Samenkorns von verschiedenen Getreidearten handeln, ist zwar nicht klein, doch sind die meisten einschlägigen Arbeiten nach den Regeln der zytologischen Methodik ausgeführt worden, es kamen hierbei also saure und alkoholhaltige Fixiermittel zur Anwendung und die Schnitte wurden mit Farbstofflösungen, Alkohol, Xylol usw. bearbeitet. Diese Methoden sind aber vornehmlich zum Studium von Bau und Entwicklung der Samenschale und auch von Zellwand und Zellkern des Endospermgewebes geeignet. Einige Komponenten der eiweißhaltigen Ablagerungen im stärkehaltigen Endospermgewebe des Weizenkorns sind bekanntlich in Alkohol löslich, die Stärkekörner zeichnen sich durch eine außerordentliche Zartheit aus und büßen durch Einwirkung verschiedener Reagenzien und Stofflösungen leicht ihren normalen Zustand ein. Alkohol, Xylol, konzentrierte Glyzerinlösung und verschiedene Salzlösungen versuchen eine Schrumpfung der Stärkekörner

sogar in den Endospermzellen von völlig reifen und trockenen Weizenkörnern. Lösungen von Laugen, Jod, Chloralhydrat u. a. rufen dagegen eine starke Quellung der Stärkekörner hervor, sogar destilliertes Wasser wirkt stark quellend. Man gelangt somit zur Einsicht, daß die aufgezählten Stoffgruppen auf die Inhaltskörper des Endospermgewebes vom Weizenkorn — das Eiweiß und die Stärke — denaturierend einwirken und deshalb die zytologische Methodik für die genannten Fälle wohl wenig brauchbar ist.

Unsere speziell hierfür angestellten Untersuchungen haben ergeben, daß für die Erforschung des Zustandes von Eiweiß und Stärke im Weizenendosperm sich eine 5%ige Glukoselösung am besten eignet (1935). In solchen Lösungen ändern die Stärkekörner und die Eiweißkörper zu mindestens in den ersten 2 Untersuchungsstunden ihre Struktur nicht und zeigen keine Quellungserscheinungen.

An Hand dieser Methodik unterzogen wir die Entwicklungsphasen des Weizenkorns, mit denen die Reife abschließt, einer erneuten anatomischen Prüfung. Wir wählten diese abschließenden Entwicklungsstadien deshalb, weil wir der Meinung waren, daß die ersten Stadien bereits durch die Untersuchungen anderer Forscher genügend aufgeklärt sind. Nach den Untersuchungen von Nawacki (1870) soll gerade auf der Grenze zwischen der Milch- und Wachsreife die endgültige Auffüllung der Endospermzellen mit Stärke und die allmähliche Obliteration gewisser Fruchtschalegeweben stattfinden.

Unser Untersuchungsmaterial wurde in der Hauptsache auf der Steppen-Versuchsstation des Unions-Instituts für Pflanzenbau (Gebiet Voronesch) im Sommer des Jahres 1934 eingesammelt. Wir entnahmen den Versuchsbeeten dieser Station Ähren verschiedener Weizenarten (14-, 28- und 42chromosomige Formen), die sich in verschiedenem Reifestadium befanden. Die Ähren wurden samt einem zugehörigen Halmabschnitt (bis zum obersten zugehörigen Knoten) eingesammelt und in fest verschließbare Glasbehälter, deren Boden mit einer Schicht Brennspiritus bedeckt war, eingelegt. Dabei standen nur die Halmstücke im Brennspiritus, die Ähren selbst aber befanden sich bloß in den Spiritusdämpfen. Zum Versand wurden die Ähren aus den Glasbehältern genommen, in Pergamentpapier eingewickelt und in Kästen fest verpackt. Nach Ankunft in Leningrad wurden sie im Laboratorium für Pflanzenanatomie sofort ausgepackt und wieder in Glasbehälter über Brennspiritus gelegt, wo sie bis zur Untersuchung verblieben. Dadurch, daß die Ähren bloß in den Alkoholdämpfen standen, wurden die Weizenkörner vor der unmittelbaren Einwirkung der Spirituslösung geschützt. Die

Schnitte wurden mit einem Rasiermesser unter Einpressen des Weizenkorns in ein weiches, gut ausgekochtes Korkstück hergestellt[1]).

In einer speziellen methodischen Untersuchung wiesen wir darauf hin, daß die Stärkekörner, die das Endospermgewebe ausfüllen, ihrer Morphologie und Herkunft nach in zwei Gruppen eingeteilt werden müssen. Es scheint, daß zwischen den beiden Stärketypen, zumindestens in den Grenzen einer Zelle, keine Übergangsformen bestehen. Die grobkörnige Stärke ist vermutlich aus den Plastiden hervorgegangen, also Plastidenstärke. Die feinkörnige Stärke ist aber vermutlich durch die Tätigkeit kleinerer Plastiden, die sich in dieser Hinsicht nicht von den Chondriosomen unterscheiden (Guilliermond, 1921), erzeugt. Wir schlugen vor, diesen Typ als Chrondriosomenstärke zu bezeichnen. Während die Plastidenstärke der Endospermzellen des Weizenkorns gewöhnlich von abgerundeter oder ovaler Form ist, weist die Chondriosomenstärke in manchen Fällen abgerundete, in anderen Fällen fazettierte Form auf. Dabei ist zu bemerken, daß die Fazettierung augenscheinlich nicht etwa durch enges Aneinanderschließen der Stärkekörner verursacht ist, denn man trifft oft fazettierte Stärkekörner an, die durch ansehnliche Eiweißzwischenschichten voneinander getrennt sind (1935).

Es muß nachdrücklichst darauf hingewiesen werden, daß bei den Untersuchungen über den Zustand des Endospermzelleninhaltes eine streng bestimmte Methodik eingehalten werden muß. Ähnlich wie beim Studium der Chromosomenmorphologie jedesmal das Rezept der angewandten Fixiermittel, der Farbstoffe, und der Herstellungsweise der Präparate angegeben wird, muß man auch von anatomischen Arbeiten verlangen, daß außer der üblichen Beschreibung der Methodik auch die Untersuchungsflüssigkeit für die Präparate angegeben wird. Am Beispiel unserer Untersuchungen über das Endospermgewebe vom Weizenkorn und der Zellen der Erbsenkotyledonen konnten wir uns von der außerordentlichen Bedeutung der Untersuchungsflüssigkeit für die Bewertung der Ergebnisse überzeugen.

Zu den eingehendsten Untersuchungen über die Entwicklung des Weizenkorns gehört die Arbeit von Brenchley (1909). Der Verfasser weist daraufhin, daß am 9. Tage nach der Bestäubung, unter den klimatischen Verhältnissen der Versuchsstation von Rothamstad, eine rasche Bildung des Endospermgewebes beginnt, und weiter darauf eine Auffüllung des Gewebes mit Stärkekörnern einsetzt, welcher Vorgang fast einen Monat anhält. Nach Ablauf von 5 Wochen, von der Bestäubung gerechnet, kann die Auffüllung des Endosperms als beendet betrachtet werden. Brenchley weist auf das Nebeneinandervorkommen von kleinen und größeren Stärkekörnern hin. Fuchs (1934) untersucht den Reifungsvorgang beim Weizenkorn mit Hilfe einer zytologischen Metho-

1) Die Untersuchungen mit den toten Körnern sind im Jahre 1935 an dem frischen Material geprüft und bestätigt.

dik. Der Verfasser behauptet, daß im Endosperm ursprünglich die sog. transitorische Stärke und erst später die Reservestärke abgelagert wird. Wieweit diese Behauptungen dem tatsächlichen Sachverhalt entsprechen, darüber müssen weitere Untersuchungen entscheiden; jedenfalls verdient aber die Tatsache, daß Fuchs auf die Existenz morphologisch verschiedener Stärkeformen hinweist, Beachtung. Bekanntlich besteht die transitorische Stärke aus feinen Körnchen, die zusammengesetzte maulbeerähnliche Körner bilden. Wir verzichten hier darauf, weitere Untersuchungen über die Entwicklung des Weizenkorns auszuführen. In allen derartigen Arbeiten fehlen Angaben über die uns interessierende Frage — über die Art der Entstehung und der Anhäufung von Stärkekörnern in den Stärkezellen des Endosperms. Die überwiegende Mehrzahl dieser Untersuchungen läuft auf die Klärung der Entwicklungsgeschichte, der endgültigen Organisation der Fruchtschale und der Anlage des Endospermgewebes hinaus.

Viel mehr Interesse verdienen von unserem Standpunkt aus gesehen die Untersuchungen über die Entwicklung der Gerste.

Krauß (1933) weist darauf hin, daß beim jungen Gerstenkorn, wenn dieses eine Länge von 7—8 mm erreicht, man in den mit großen Stärkekörnern vollgepfropften Endospermzellen auch kleine und kleinste Stärkekörner beobachten kann, die die größeren umgeben. Besonders ist die Arbeit von Harlan (1920) hervorzuheben. Dieser konnte feststellen, daß beim Gerstenkorn die Auffüllung des Endosperms nach Beendigung des Längenwachstums des Kornes einsetzt. Die Stärke, die in den ersten Tagen der Endospermbildung auftritt, unterscheidet sich scharf von der normalen Gerstenstärke, die während der Kornreifung abgelagert wird. Die erste Stärke zeichnet sich durch geringere Dichte aus, sie färbt sich nur sehr langsam und schwach, weist wenig scharfe Umrisse auf. Nach Fuchs sollen die Stärkekörner einen eigenartigen Reifungsvorgang durchmachen, d. h. der dem Endzustand entsprechende Bau des Stärkekorns wird nicht gleich bei seinem Entstehen, sondern erst allmählich im Verlaufe der allgemeinen Reifung des Samenkorns erreicht. Lampe (1931) fand im reifenden Endosperm einiger Maissorten Dextrinkügelchen, die später in Stärkekörner umgewandelt werden. Zweifellos stehen sowohl bei der Gerste wie bei dem Weizen die ersten Stärkekörner im Endosperm dem Dextrin sehr nahe.

Nach Harlan sollen die Stärkekörner des Gerstenendosperms bis zum 9. Tage nach der Befruchtung morphologisch sehr gleichförmig sein. Von diesem Augenblick an aber wird das Auffüllungsmaterial der Endospermzellen ungleichförmiger. Vom 14. Tage an findet man unter

den großen Stärkekörnern auch kleinere, wodurch der Anschein erweckt wird, als ob hier noch eine besondere Gruppe von Stärkekörnern vorhanden sei. Die Anhäufung dieser kleinen Stärkekörner dauert bis zur Beendigung der Reife an.

Der Untersuchung von Harlan sind gut ausgeführte Mikrophotographien beigegeben, die den über das Auftreten von kleinen Stärkekörnern in der zweiten Entwicklungsphase des Endosperms behandelnden Text gut bestätigen. So zeigt z. B. die Tab. 87 einen Bezirk des Endospermgewebes von einem sehr jungen Gerstenkorn am 9. Tag nach der Befruchtung. Die Zellen sind mit großen einförmigen Stärkekörnern vollgefüllt. Hier und da sind die Zellkerne zu sehen. Auf Tab. 88, die die Verhältnisse am 14. Tag nach der Befruchtung wiedergibt, sieht man neben den großen Stärkekörnern auch noch kleinere.

Wenden wir uns nun unseren eigenen Untersuchungen zu.

Das Material wurde im Felde eingesammelt. Von einer genauen Bestimmung der Befruchtungszeit ebenso wie von einer Fixierung des zeitlichen Ablaufes der einzelnen Entwicklungsphasen vom Weizenkorn wurde abgesehen. Wir begnügten uns mit einer Besichtigung und Prüfung einzelner Körner aus der zur Probenahme bestimmten Ähre. Frühe, mittlere und späte Stadien der Milchreife sind ziemlich gut, sowohl ihren Dimensionen nach, wie nach dem Reifezustand und dem Zustande der gesamten Endospermmasse zu unterscheiden.

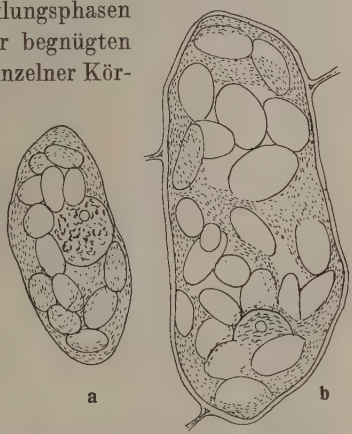


Fig. 1. Zwei Zellen aus dem Stärkegewebe des Endosperms eines sehr jungen Samenkorns von v. *lutescens*. Es hat sich bloß die grobkörnige Stärke gebildet. Der Zellinhalt zwischen den Stärkekörnern bildet eine dickflüssige strukturlose Masse. **a** peripherischer, **b** Zentralteil des Endospermgewebes.

Besonders eingehend wurde von uns die Entwicklung des Kornes von *Triticum vulgare* var. *lutescens* Al. von der Saratover Zucht Nr. 11365 („Poltavka") untersucht. Die Untersuchung über die Samenentwicklung einiger anderer, sowohl weicher wie harter Weizenformen zeigten völlig übereinstimmende Ergebnisse.

Auf der Fig. 1 sind zwei Zellen aus dem mittleren Endospermteil eines zwar sehr jungen, doch in der Größe bereits ziemlich ausgewachsenen Korns von var. *lutescens* wiedergegeben, a) aus dem peripherischen, b) aus dem zentralen Teil. Das Korn ist noch grün, weich und wenig gereift. In diesem Zustande führt es in seinen Zellen nur großkörnige typische Plastidenstärke. Die eiweißhaltigen Ablagerungen haben sich

noch nicht festgelegt. Die Zelllumina enthalten außer den Stärkekörnern noch eine dickflüssige, fadenziehende protoplasmaähnliche Masse, die die Stärkekörner allseitig umschließt. In manchen Zellen sind ziemlich gut die zentralgelegenen Vakuolen und die großen Zellkerne zu sehen. Wir charakterisieren den nichtstärkigen Inhalt der Endospermzellen von jungen Weizenkörnern absichtlich mit einer gewissen Vorsicht. Es ist durchaus möglich, daß mit der Bildung der Stärke im Protoplasma parallele Eiweißablagerung stattfindet. Mit unseren Methoden läßt sich jedoch die Eiweißablagerung während der ersten Stadien nicht erfassen. Man sieht jedoch, daß im beschriebenen Zustand das Protoplasma in den Zellen des stärkigen Endospermteils sehr dickflüssig geworden ist. Im Perikarp solcher Körner findet man viele kleine Stärkekörner, mit Ausnahme der Querzellen und der künftigen schlauchförmigen Zellen. In den Zellen dieser beiden letzteren Perikarpschichten ist gut erhaltenes Chlorophyll vorhanden, besonders in den Querzellen. Die zukünftigen Schlauchzellen, die sich aus der inneren Epidermis der Perikarps bilden, behalten noch einige Züge von Epidermiszellen.

Im Laufe der weiteren Entwicklung des im Milchreifestadium befindlichen Samenkorns ändert sich der Gehalt der Stärkegewebezellen an großkörniger Plastidenstärke nur unbedeutend. Die Auffüllung dieser Zellen mit Stärke wird in einem verhältnismäßig frühen Stadium der Samenreife abgeschlossen. Diese Tatsache verdient besondere Beachtung wegen ihrer Eigenartigkeit, obgleich die inneren Zusammenhänge dieser Erscheinung einstweilen noch völlig unaufgeklärt bleiben. Eine ähnliche Erscheinung beobachtete Harlan ebenfalls an der Gerste.

Als weitere Stufe der Endospermentwicklung ist das Auftreten der Chondriosomstärke aufzufassen. Auf der Fig. 2 sind zwei Zellen aus dem Stärkeendosperm eines Korns (var. *lutescens*) wiedergegeben, das weiter entwickelt war als oben beschrieben.

In der einen Zelle (Fig. 2a), in der der Zellkern noch gut zu unterscheiden ist, ist noch wenig, und zwar kantige Chondriosomstärke vorhanden, im ganzen zwei kleine Gruppen. Die Entstehung solcher Stärke in freiliegenden Gruppen zeigt zweifellos, daß die kantige Gestalt der Stärkekörner von chondriosomaler Herkunft nicht bloß als Folge eines gegenseitigen Druckes aufzufassen ist, sondern daß hier noch irgendwelche andere, vorläufig noch nicht zu übersehende Bedingungen in ihrer Entwicklungsgeschichte mitspielen.

In der anderen Zelle (Fig. 2 b) sieht man bedeutend mehr und morphologisch vielförmigere Chondriosomenstärke. An einer Stelle sieht man ein abgerundetes Körnchen.

Mit dem Auftreten der Chondriosomstärke in dem Endospermgewebe beginnt in der Fruchtschale die Stärke zu verschwinden. Eine derartige Translokation der Stärke aus einem Gewebe nach einem anderen weist darauf hin, daß von diesem Augenblick an die Bahnen, in denen die Nährstoffe aus der Ährenachse nach dem Samenkorn geleitet werden, eine Strukturänderung erleiden, die zu einer allmählichen Abtrennung des Samenkornes führt. Von diesem Augenblick an werden immer weniger Stoffe durch das funikuläre Leitsystem in das Samenkorn geleitet, die plastischen Stoffe werden aus den Hüllen nach solchen Orten geleitet, in denen sie gerade am intensivsten abgelagert werden. Die Bildung der Chondriosomstärke erscheint somit als eine Begleiterscheinung eines Entwicklungs- und Reifungsstadiums des Samenkornes, nämlich seiner Abtrennung von der Mutterpflanze. Es ist möglich, daß gerade der Abtrennungsprozeß in seinem weiteren Verlauf Vorbedingungen schafft, die die Reifung des Samenkorns begünstigen. Jedenfalls setzt gerade mit dem Beginn der Chondriosomstärke der endgültige Reifungsprozeß im Samenkorn ein. Die von Stärke entleerten Samenhüllen werden infolge des starken Wachstums des Endospermkörpers zusammengedrückt, ihre Zellen werden abgeflacht und oblitierieren.

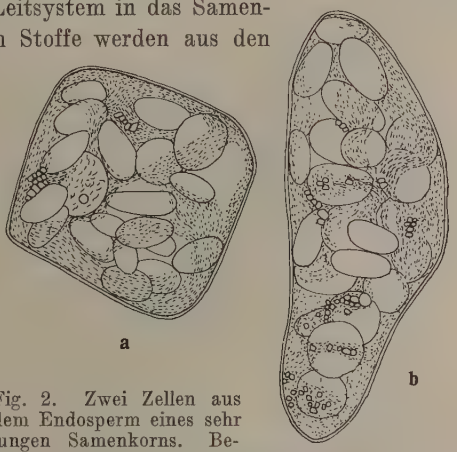


Fig. 2. Zwei Zellen aus dem Endosperm eines sehr jungen Samenkorns. Beginn der Bildung von feinkörniger Stärke und der Zellkernzerklüftung.

Im jungen, in der Entwicklung begriffenen Samenkorn herrschen stärkegefüllte Mesokarpzellen vor, die sich während der endgültigen Reifung des Samenkorns entleeren und obliterieren.

Ob die im Mesokarp gespeicherte Stärke nach dem Endosperm wandert und dort hauptsächlich als Chondriosomstärke abgelagert wird, darüber besitzen wir noch keine direkten Hinweise; das zeitliche Zusammenfallen des Stärkeschwundes in den Mesokarpzellen einerseits und der endgültigen Stärkeanfüllung der Endospermzellen andererseits ist allerdings sehr augenfällig. Die Frage nach den Ursachen, die den Zustrom neuer plastischer Stoffvorräte aus der Mutterpflanze nach den

Mesokarpzellen unterbinden, bleibt ebenfalls zunächst offen. Wir nehmen an, daß dabei gewisse Veränderungen im Leitsystem des Funikulus eintreten, wodurch dann der Durchtritt gewisser Stoffgruppen verhindert wird. Es sind jedoch andere Vermutungen zulässig. Nachdem das Endosperm eine gewisse Wachstumsstufe erreicht hat, beginnt es auf seine Umhüllung (Integument und Perikarp), die ihre Dehnungsgrenze erreicht hat, einen starken Druck auszuüben. Von da ab wird das Mesokarp durch das immer fortwachsende Endosperm gepreßt, die Epidermis übt dabei eine entgegengesetzt gerichtete Druckwirkung auf das Mesokarp aus, so daß letzteres stark zusammengedrückt wird und seine Zellen sich ihrer Stärkevorräte entledigen. Es kommt somit ein eigenartiger, sich selbst regulierender Prozeß des Stärkeschwundes aus dem Mesokarp zustande. Auf einen ähnlichen Mechanismus einer Obliteration der Leguminosensamenschale haben bereits Tschirch und Österle (1900) hingewiesen. Selbstverständlich müssen diese beiden Annahmen in bezug auf den Weizen durch besondere Untersuchungen geprüft werden; insbesondere muß das Leitsystem des Funikulus während der Reifungsperiode hierbei berücksichtigt werden.

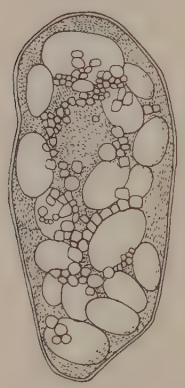


Fig. 3. Zelle aus einem reiferen Samenkorn. Feinkörnige Stärke hat sich in bedeutenden Mengen gebildet. Unter den fazettierten Stärkekörnern sind einige abgerundete verstreut. Die stickstoffhaltigen Zwischenschichten sind noch nicht endgültig differenziert.

Zur Zeit, wo sich die Samenhüllen von den Stärkeablagerungen befreit haben, ist auch die Anhäufung der Chondriosomstärke im Endosperm beendet. Auf Fig. 3 ist eine Endospermzelle von var. *lutescens* dargestellt, die einem Samenkorn entstammt, dessen Schale sich eben von Stärke zu entleeren und zu obliterieren beginnen. In diesen Zellen haben sich schon ansehnliche Mengen von Chondriosomstärke angehäuft. Neben den kantigen Stärkekörnern haben sich auch abgerundete chondriosomale Körner gebildet, die im Durchschnitt etwas kleiner sind als die kantigen. Die Masse, die die Stärkekörner in der Zelle zusammenhält, nämlich die stickstoffhaltigen Stoffe, verändert sich sehr wenig seit den sehr jungen Entwicklungsstadien des Samenkorns. Diese Eiweißkörper bilden morphologisch ein Mittelding zwischen dem gewöhnlichen Protoplasma und den Eiweißablagerungen. Bald aber treten merkliche Änderungen im Zustand dieser Masse ein, die dann zur endgültigen Ausreifung des Samenkorns führen. Die Reifezeit des Samenkorns, die Auffüllung des Endospermgewebes mit Reservestoffen kann mit dem

Abschluß der Chondriosomstärke als beendet bezeichnet werden. In der letzten Reifungsphase kommt somit eine endgültige Differenzierung der Eiweißdepositen zustande. Diese endgültige Differenzierung kann aber ohne einen Zustrom neuer stickstoffhaltiger Stoffe, nämlich durch bloße Umwandlung der bereits angehäuften bewerkstelligt werden.

Auf Fig. 4. sind je eine Zelle aus dem glasigen (a) und dem mehligen (b) Endosperm eines reifen Samenkorns von var. *lutescens* wiedergegeben. Beim Vergleiche der Endospermzellen eines vollreifen Samenkorns mit einer entsprechenden Zelle von unreifen Samen kann man einen deutlichen Unterschied im Zustand der die Stärkekörner bindenden Komponente feststellen. In der reifen Zelle bildet dieser Zellbestandteil eine dichte, homogene, glasartige Masse (Eiweißablagerungen — Kleber). Auf unseren Abbildungen ist diese Masse in den reifen Körnern punktiert, in den nicht reifen gestrichelt angedeutet (vgl. Fig. 3 und 4).

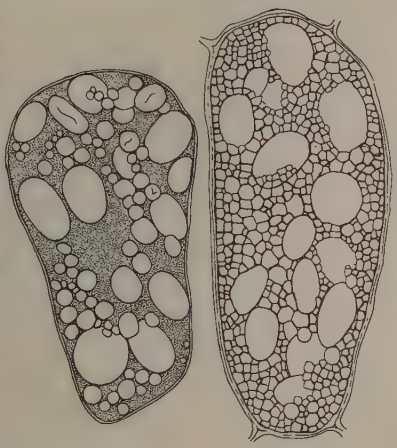


Fig. 4. Endospermzellen eines vollreifen Samenkorns aus dem glasigen **(a)** und mehligen **(b)** Gewebe. Die Eiweißreserven haben sich endgültig ausgebildet.

Nach den Feststellungen verschiedener Autoren (Bruschi, 1905; Brenchley, 1909; Günter, 1927; Fuchs, 1934 u. a.) erfährt der Zellkern in den Endospermzellen reifender Weizen- und anderer Gramineensamen eine tiefgreifende Umwandlung; er verliert hierbei sein übliches Aussehen und verwandelt sich bald in ein Gebilde von unbestimmten Umrissen. Diese Umwandlung der Zellkerne beginnt in den Zellen der zentralen Teile des Stärkegewebes und breitet sich allmählich nach den peripherischen Teilen aus; sie hört erst in der unmittelbar an die Aleuronschicht anschließenden Zellschicht auf. Bekanntlich findet man in den Stärkegewebezellen, die der Aleuronschicht anliegen, bedeutend weniger Stärkekörner als in den tiefergelegenen Schichten. Es wird angenommen, daß die Kerne der Endospermzellen im Verlaufe der Samenreifung von ihrer Lebensfähigkeit bedeutend einbüßen, die Stärkekörner, die die Zelle vollpfropfen, drücken die Zellkerne stark zusammen und verwandeln diese in eine formlose Masse. Bruschi, Brenchley und ebenso Weißflog (1924) kommen übereinstimmend zum Ergebnis, daß Zellen des

stärkehaltigen Endospermgewebes mit umgewandelten und zerklüfteten Zellkernen tot sind. Als Kriterium hierfür dient einerseits das Aussehen der Zellkerne, andererseits die Tatsache, daß der Inhalt dieser Zellen sich gegenüber Farbstoffen wie derjeniger toter Zellen verhält. Zudem sollen die Endospermzellen mit verstümmelten Zellkernen nicht imstande sein, Fermente auszuscheiden. Soviel steht jedenfalls ohne weiteres fest, daß die Endospermzellen mit verstümmelten Zellkernen eine stark gesenkte Lebensfähigkeit besitzen. Diese Zellen können mit den auf experimentellem Wege erhaltenen sog. kernlosen Zellen verglichen werden.

Bekanntlich sind kernlose Protoplasmabezirke unfähig, eine Zellhaut auszuscheiden und sterben bald ab (siehe Küster, 1925, S. 165).

Es ist durchaus möglich, daß mit dem Absterben des Zellkerns in den Stärkegewebszellen des Endosperms der stickstoffhaltige Zellinhalt sich in das charakteristische Endospermeiweiß umwandelt. Nach unseren Beobachtungen findet man in den peripherischen Zellen des stärkehaltigen Endospermteiles, in denen der Zellkern gewöhnlich nicht zerklüftet ist, keinen typischen Kleber. Diese Feststellungen müssen allerdings noch durch besondere Untersuchungen geprüft werden.

Im allgemeinen muß festgestellt werden, daß in der Entwicklungsgeschichte des Endosperms noch vieles unklar ist.

Die Untersuchungen von Doroschenko (1935) über die Variabilität im Aufbau von Weizensamenkörnern in Abhängigkeit von den geographischen Faktoren haben gezeigt, daß in den unreifen Samenkörnern die feinkörnige Stärke fast vollständig fehlt. Besonders deutlich kommt diese Erscheinung in den tauben, aus den Hochgebirgsgegenden (Bakuriani, kleiner kaukasischer Bergrücken) stammenden Samenkörnern zum Ausdruck. Somit stehen unsere Schlüsse über den größeren Anteil der Chondriosomstärke in der Reifezeit der Weizensamen in Übereinstimmung mit den Beobachtungen von Doroschenko.

Die Hauptstufen der Reifung des Weizensames sind von uns in den Grundzügen angedeutet worden. In der vorliegenden Arbeit behandelten wir bloß Beispiele aus der Entwicklungsgeschichte des Samenkorns von var. *lutescens*. Ganz übereinstimmende Ergebnisse liefert auch das Studium der Entwicklungsgeschichte von Samenkörnern anderer Weizenformen. So haben wir eingehend die Entwicklung des Samenkorns von *Tr. durum* var. *hordeiforme* Host, *Tt. dicoccoides*, *Tr. polonicum*, *Tr. compactum* var. *Humboldtii*, *Tr. durum* var. *melanopus* Al. untersucht. In allen Fällen wird im Endosperm des jungen Samenkorns erst die grobkörnige Plastidenstärke angehäuft; erst später, wenn die Auffüllung der Zellen mit der Plastidenstärke in der Hauptsache be-

endigt ist, beginnt die feinkörnige Stärke aufzutreten, die nach dem Ausdruck von Harlan zwischen den großen Stärkekörnern gleichwie infiltriert ist. Nach Abschluß dieser zweiten Phase, die die Reifezeit bedingt, beginnt die endgültige Differenzierung der Eiweißkomponente — die Kleberbildung. Damit schließt der Reifungsprozeß des Samenkorns.

Ehe wir zu den endgültigen Schlüssen übergehen, wollen wir uns den Zustand der Hüllen des gereiften Weizensamens ansehen, um das morphologische Wesen der sog. Querzellen zu ergründen. Wir wählen hierzu wieder var. *lutescens*.

Bekanntlich ist die Obliteration des Mesokarps, die beim Reifen des Samenkorns stattfindet, ziemlich bedeutend. Mehr oder minder bleiben meistens nur zwei innere Perikarpschichten erhalten: die Quer- und Schlauchzellen. Besonders gut bleiben die Querzellen erhalten. Während der Reifung des Samens ändert sich die Zellmorphologie der Querzellen sehr bedeutend.

Die Zellhäute verholzen, die Tüpfel werden gut sichtbar, es treten sogar Hoftüpfel auf. Im Grunde genommen besitzen die Querzellen des reifen Samenkorns das Aussehen echter Hydrozyten. Die Rolle der Querzellen im reifen Samenkorn ist nicht klar. Man kann aber eine gewisse morphologische Analogie mit dem Bau der Früchte von anderen Pflanzen ziehen natürlich in der Voraussetzung, daß die Fruchtschalen bei Mono- und Dicotyledonen nach ein und demselben Typ gebaut sind.

Die Querzellen, die unmittelbar auf die innere Epidermis des Perikarps folgen, entsprechen ihrer Lage nach der Hartschicht der Leguminosensamen oder einer beliebigen aus Sklerenchymelementen bestehenden Schicht in der Frucht vieler anderer Pflanzen. Sehr oft besteht diese von Krauß (1866—67) als Hartschicht bezeichnete Sklerenchymzellenschicht aus einigen Zellreihen, seltener aus einer einzigen. Im Weizensamenkorn haben die Querzellen das Aussehen kurzer Tracheiden. Diese Ähnlichkeit wird bei einigen Weizenformen durch die Anwesenheit von Hoftüpfeln in der Zellwand dieser Querzellen unterstrichen. Für die verschiedenen Weizenformen sind die Querzellen morphologisch sehr verschieden. Manchmal stehen diese Zellen ihrem Aussehen nach den Sklerenchymfasern, manchmal aber den Tracheiden näher. Sogar innerhalb eines Samenkorns findet man an verschiedenen Orten desselben morphologisch verschiedene Querzellen. Als deutliches Beispiel für diese Vielgestaltigkeit kann die Fig. 5 dienen, auf der zwei Querzellen eines Samenkorns von var. *lutescens* aus der Embryogegend der Rückenseite abgebildet sind. Die Querzellen dieses Bezirkes haben vollkommen ihr übliches Aussehen eingebüßt. Bloß die Tatsache, daß

sie an die Schlauchzellen anschließen, läßt vermuten, daß diese Gebilde Querzellen darstellen. In den oberen Teilen des Samenkorns seiner Spitze näher sind die Querzellen, im Gegensatz zu den gleichen Zellen aus der mittleren Zone mehr langgestreckt.

Es muß darauf hingewiesen werden, daß trotz der großen Zahl der Arbeiten über die Anatomie des Weizenkornes der Bau der Fruchtwand bisher noch nicht in dem Maße erforscht ist, wie die Wichtigkeit dieser Kulturpflanze es verlangt. Die topographische Anatomie des Weizensamens ist ebenfalls wenig erforscht; das bezieht sich sowohl auf das Endosperm, wie auf die anderen Samenbestandteile: Samenhülle und Embryo. Unklar ist ferner das morphologische Wesen und die Funktion einiger Komponenten in gewissen Lebensabschnitten des Samenkorns.

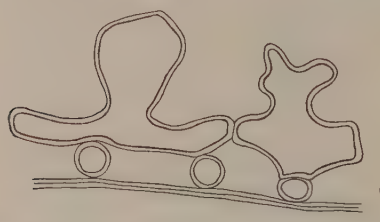


Fig. 5. Zwei Querzellen aus dem Perikarp des Basalendes des reifen Samenkorns aus der Nähe des Embryos. Die Querzellen zeigen eine ungewöhnliche, unregelmäßige Form.

Viele Forscher haben nach der Bedeutung der eigenartig differenzierten und bis zum Abschluß der Reife erhalten bleibenden Querzellen gefragt. Nur eine planmäßige Erforschung der Anatomie des Samenkorns von verschiedensten Weizenformen des Weltsortenbestandes kann Klarheit hierüber schaffen. Durch das Studium der Entwicklungsgeschichte dieser Samenkörner wird es ferner möglich sein, ihre Struktureinzelheiten und die Funktion einzelner Teile besser zu verstehen.

Fassen wir nun unsere Ergebnisse zusammen. Am Beispiel der Reifezeit und der Reife des Weizensamens, insbesondere von *Tr. vulgare* var. *lutescens* Al. wurde festgestellt:

Zusammenfassung.

1. Die Entwicklung und Reifezeit des Korns von *Triticum vulgare* var. *lutescens* Al. kann in drei gut abgrenzbare Phasen eingeteilt werden.

2. Die erste Phase, die mit der Erreichung der endgültigen Größe des Samenkorns abschließt, besteht in einer Anhäufung von großkörniger Plastidenstärke von abgerundeter oder abgerundet-ovaler Form. Zu dieser Zeit stehen die Perikarpzellen in voller Entwicklung, die Mesokarp-

zellen sind mit feinkörniger, runder Stärke vollgepfropft, in den Querzellen fällt viel intensiv grünes Chlorophyll ins Auge. In den Querzellen wird die Stärke für bedeutend kürzere Zeit abgelagert als in den anderen Zellen des Mesokarps, nämlich in seinem Parenchym. Dieser erste Abschnitt ist die Wachstums- und Differenzierungsphase. Die Zellkerne des Endosperms zeigen zu dieser Zeit noch normales Aussehen.

3. Zweite Phase. Nachdem die Auffüllung der Stärkegewebszellen des Endosperms mit Plastidenstärke beendet ist, beginnt sich die Chondriosomstärke in Form kleiner, teils abgerundeter, teils fazettierter Körner abzulagern. Gleichzeitig beginnt in den Mesokarpzellen die Stärke zu schwinden, die Zellen kleben zusammen und obliterieren. Es ist möglich, daß zu dieser Zeit der Zusammenhang des Samenkorns mit der Mutterpflanze infolge einer Änderung im Funikulusleitgewebe etwas gestört wird und die Chondriosomstärke auf Kosten der Stärkevorräte des Mesokarps gebildet wird. Die Chondriosomstärke nimmt einen großen Teil der Zwischenräume zwischen den bedeutend größeren Körnern der Plastidenstärke ein. In den Zentralteilen des Endosperms sind zu dieser Zeit die Zellkerne zerklüftet.

4. Gegen Ende der ersten Phase stellen die stickstoffhaltigen Bestandteile der Stärkezellen des Endosperms ein Mittelding zwischen Protoplasma und hyaliner Eiweißmasse dar. Das ist eine Masse, die dickflüssiger als das Protoplasma der jungen Zellen ist und noch nicht die typischen Eigenschaften des Weizenklebers besitzt. Zu Ende der Reifezeit differenziert sich in den Zellen des Stärkegewebes der typische Kleber heraus. Die Zeit der Kleberausbildung überdeckt sich zum Teil mit der Anhäufung der Chondriosomstärke im Endstadium der zweiten Phase. Dieser Zeitabschnitt kann als dritte oder Reifungsphase des Samenkornes bezeichnet werden.

Die endgültige Ausbildung der Eiweißablagerungen in den Zellen des Endospermstärkegewebes steht vermutlich in einem gewissen Zusammenhang mit dem Austrocknungsprozeß im Samenkorn.

5. Hinsichtlich der Einzelheiten im Aufbau der Fruchtschale (Perikarps) muß bemerkt werden, daß die Querzellen an verschiedenen Stellen des Samenkorns morphologisch verschieden sind. In der Embryogegend z. B. besitzen die Querzellen nicht die typische Form langgestreckter tracheidenähnlicher Elemente. Bei manchen Weizenformen findet man in den Querzellen echte Hoftüpfel.

Literaturverzeichnis.

Alexandrov und Alexandrova, Über den anatomischen Bau des Endosperms im Weizenkorn. Flora **30,** 21—38 (1935) und dort zitierte Literatur. — Bruschi, Researches on the vitality and self-digestion of the endosperm of some Graminaceae. Ann. of Bot. **22,** 447—463 (1908). — Doroshenko, Variations of the anatomical characters in the wheat grain under the influence of geographical factors. Bulletin of applied botany, of genetic and plant breeding. Series III, No. 4, 79—112 (1934). — Fuchs, Zytologische Beiträge zur Reifung der Samen, dargestellt an *Helianthus annuus*, *Triticum vulgare* und *Lilium Martagon*. Bot. Arch. **36,** 444—496 (1934). — Günther, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Getreideendosperms und seines Verhaltens bei der Keimung. Bot. Arch. **18,** 299—319 (1927). — Harlan, Daily development of kernels of Hannchen Barley from flowering to maturity at Aberdeen, Idaho. Journ. of Agricultural Research **19,** 393—429 (1920). — Kraus, Über den Bau trockener Pericarpien. Jahrb. f. wiss. Bot. **5,** 83—126 (1866/67). — Krauß, Entwicklungsgeschichte der Früchte von *Hordeum*, *Triticum*, *Bromus* und *Poa* mit besonderer Berücksichtigung ihrer Samenschalen. Jahrb. f. wiss. Bot. **77,** 733—808 (1933). — Küster, Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1925. — Prichodko, Anatomie der Weizenarten. I. Frucht und Samenanatomie. Charkiw 1928 (ukrainisch). — Weißflog, Leben und Lebensdauer in den Reservestoffbehältern keimender Samen. Bot. Arch. **5,** 283—312 (1924).

Variabilitätsstudie an zwei Stämmen von Mucor mucilagineus Bref.

Von **Franz Köhler.**

Mit 6 Abbildungen im Text.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Jena.)

Einleitung.

Die beiden Ausgangsstämme wurden mir von Herrn Professor Burgeff gütigst überlassen, dem ich auch mündliche Mitteilungen über ihre Herkunft verdanke. Die Stämme wurden durch Regenerierenlassen der beiden Suspensoren einer Zygospore gewonnen, die sich auf Kamelmist aus Kairo gebildet hatte. Unmittelbar nach der Isolierung ergab die Prüfung auf Kopulationsfähigkeit ein positives, wenn auch schwaches Ergebnis, später nie wieder. Sie wurden in der Sammlung des Herrn Professor Burgeff als *Mucor mucilagineus* Bref. unter den Bezeichnungen 49 (+) und 50 (—) geführt [1]).

Gelegentlich meiner Versuche, die Kopulationsintensität zu beeinflussen, gelang es mir, die geschlechtliche Reaktion wieder durch optimale Bedingungen zu erzielen. Das Ausmaß blieb aber spärlich. Ich vermutete damals, daß die beiden Stämme in hohem Maße heterokaryotisch seien. Dies schloß ich daraus, daß beide Stämme auf Plattenkulturen meistens und in Röhrenkulturen vielfach Träger aufwiesen, deren Guttationswasser schiefergrau bis schwarz war (Fig. 1). Dieser

Fig. 1. Myzelien der beiden Ausgangsstämme. Oben Myzel des 49 (+) mit schwarzer Guttation, starken Hauptsporangien in geringer Zahl und wenig Nebensporangien. Unten 50 (—), mit Verfärbung der Sporangien durch schwarze Guttation. Hauptträger zierlicher, zahlreicher. Nebensporangien in großer Menge. — Dunkelkultur.

1) Vgl. auch Kniep 1928, S. 335.

Eigenschaft liegt bei *Mucor mucedo* ein im homokaryotischen Zustande letal wirkender Faktor zugrunde (*Flavus* und *Flavus extremus*). Außerdem fiel mir auf, daß das Myzel, vor allem das des 49 (+) auf Platten keinen Kreis als Myzelform, sondern unregelmäßige, gelappte und ausgebuchtete Gebilde schuf, die sich leicht von einem Kreis ableiten lassen, bei dem das Wachstum in verschiedenen Sektoren verschieden ist. Ich sah dies als Folge sektorialer Kernentmischungen im heterokaryotischen Bestand an.

Ich versuchte zu klären, ob das mangelhafte Zustandekommen von Zygosporen allein auf die Rechnung etwa vorhandener Heterokaryose zu setzen ist, oder ob noch andere Gründe mitspielen. Zugleich schien mir hier ein günstiges Objekt gegeben, an dem sich die Befunde, wie sie an *Mucor mucedo* gemacht werden konnten (F. Köhler 1935), in ähnlicher Weise äußern könnten.

Methodik.

1. Allgemeines.

Wenn die beiden Ausgangsmyzelien bezüglich Letalmutationen heterokaryotisch sind, dann müssen Einspormyzelien eine um so größere Streuung der Trägerlänge aufweisen, je größer der Prozentsatz mutierter Kerne des betreffenden Myzels ist. Dabei wird angenommen, daß die Kerne mit Letalfaktoren nach Zufallsgesetzen auf die Sporen verteilt werden, daß sie sich ebenso rasch teilen wie die normalen, und daß der Phaenotyp einer Variante bestimmt wird durch Überlagerung von Mutationsmerkmalen bzw. deren Anlagen mit denen der Normalform. Es ist aber wichtig zu berücksichtigen, daß Außeneinflüsse die Trägerlänge nur in geringem Maß modifizieren dürfen. Durch reihenweise Auslese der unter möglichst gleichen Bedingungen gezogenen Einspormyzelien nach den Gesichtspunkten der größten bzw. kleinsten Trägerlänge muß es gelingen, die Normalform rein zu bekommen, ebenso wie die Mutation oder ein Gemisch von Mutationen. Anders ausgedrückt: Aus einer Energidenpopulation soll durch oftmalige Entnahme einer Anzahl Kerne (Spore) und deren Sichtung (Auslese an den Einspormyzelien) Homokaryose nach beiden Seiten erzielt werden.

2. Wahrscheinlichkeitsberechnung.

Die Spaltungserscheinungen in einem Klon einer solchen Energidenpopulation können gelegentlich nur deshalb auftreten, weil bei der Sporenbildung die Verteilung der Kerne nach Zufallsgesetzen erfolgt. Ist die Anzahl Kerne pro Spore bekannt, so kann man bei einem angenommenen Prozentsatz mutierter Kerne im Ausgangsmyzel berechnen, wie viele

Serien der Auslese nötig sind, bis Homokaryose in der einen oder anderen Richtung zu erwarten ist.

Die Anzahl Kerne pro Spore (n) bestimmte ich in vorliegendem Falle an Ausstrichpräparaten, die mit 5%iger Chromsäure und mit Hämatoxylin Heidenhain behandelt waren. Die Größenordnung der Kerne liegt unmittelbar an der Grenze des Auflösungsvermögens des Mikroskopes. Die Kernzahlen streuen bei 35 Zählungen von 5—23. Als Mittelwert von 35 Zeichnungen erhielt ich 14,5. Ich setzte n = 16, da in vielen Sporen gröbere chromatische Körperchen vorkommen, die ich nicht aufzulösen imstande war, und die ich für Kernverklebungen halte. Eine Vermehrung der Kerne durch Teilung nach Fertigstellung der Sporenmembran konnte ich nicht beobachten. Die Berechnung zeigt, daß es nicht auf ganz genaue Kenntnis der Kernzahlen ankommt.

Als Ausgangswert für die Berechnung nahm ich 1% mutierte Kerne an. Die weitere Berechnung vgl. Johannsen, 1926, S. 113, und F. Köhler, 1935, S. 7. Die auszulesenden Kernprozente seien durch $M + \sigma$ verwirklicht. Da praktisch aber die extremen Werte ausgelesen werden, ist von vorneherein anzunehmen, daß die Serienzahl rechnerisch zu hoch ausfällt. Nach Wahrscheinlichkeitsüberlegungen muß es mit 12 Ausleseserien gelingen, von einem Myzel mit 1% mutierten Kernen zu einem solchen zu gelangen, das bezüglich der Mutation homokaryotisch ist (vgl. Fig. 2).

3. Technisches.

Die Zahl der Einspormyzelkulturen betrug in der Ausgangsserie 50. Die Myzelien mit extremen Trägerlängen impfte ich ab und stellte wieder Serien zu je 50 Kulturen her, in denen ich nur jeweils eine Kultur auslas, in der Langserie die längste, in der Kurzserie die kürzeste usw.

Kulturröhren: Jenaer Glas, 12 mm ⌀, 150 mm Länge, verkleidet mit schwarzem Papier. Nährboden: Diamaltagar, 2,25% (2 ± 0,2 ccm/Röhre). Kultur im Thermostaten, dessen Luft dampfgesättigt gehalten wurde. Beleuchtung und Heizung durch eingebaute 40-Watt-Birne. Temperatur: praktisch konstant 20° C.

Ergebnisse.

1. Die Auslese am Stammyzel 50 (—).

Von den protokollierten Trägerlängen der Serien berechnete ich den Mittelwert M und die Streuung σ. Wenn kernbedingte Variabilität vorliegt und die Trägerlänge umgekehrt proportional dem Gehalt an Kernen mit Letalfaktoren ist, dann muß die Aneinanderreihung der Serienmittel eine Kurve ergeben, die der Fig. 2 ähnlich ist. Ferner muß ν (die Streuung ausgedrückt in Prozent von M) am größten sein bei un-

mittelbar bevorstehender Homokaryose der Letalmutation. Absolut müßte σ am größten sein, wenn normale Kerne und solche mit Letalfaktoren im Verhältnis 1:1 vorliegen (vgl. Fig. 2), dagegen am kleinsten je bei erzielter Homokaryose der Normalform und der Mutation. Es ist anzunehmen, daß eine Streuung der Trägerlängen nie ganz beseitigt werden kann, da die Außenbedingungen nicht in dem gewünschten Maße gleichgestaltet werden können.

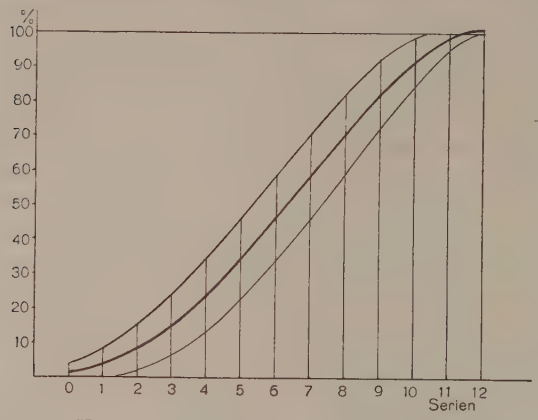


Fig. 2. Kurve der Erwartung für Auslese an Myzelien bei kernbedingter Variabilität, berechnet für die mittlere Zahl von Kernen in einer Spore: n = 16.

Die erhaltenen Mittelwerte samt deren Streuung sind in Fig. 3 nacheinander aufgetragen und durch

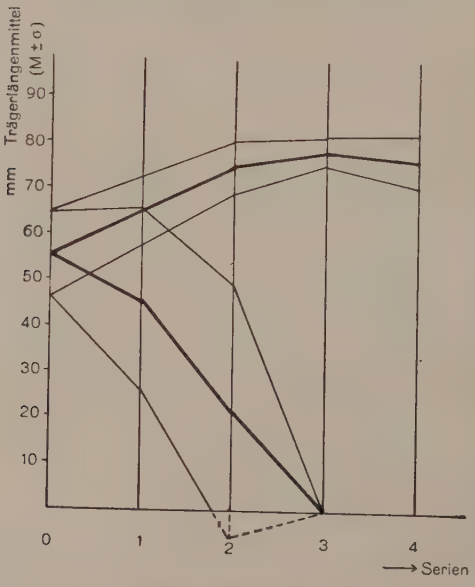


Fig. 3. Kurve der Trägerlängenmittel, nebst deren Streuung bei der Auslese an dem Stammyzel 50 (—). Die erste Aussaat lieferte das Trägerlängenmittel M_0; Auslese der Kulturen mit den jeweils größten Trägern ergab die nach oben verlaufende Kurve, Auslese der Myzelien mit den kürzesten Trägern die nach unten verlaufende. Es waren gleich viele Ausleseserien nötig, die praktisch klonkonstante „Normalform" wie die trägerlose Blasenmyzelform auszulesen.

ginnt, durch Auslese Homokaryose der Normalform bzw. der Mutationsform anzustreben; nur ist zu beachten, daß das Trägerwachstum umgekehrt proportional dem Prozentsatz mutierter Kerne sein wird bzw. direkt proportional dem Gehalt an nicht mutierten Kernen.

Linien verbunden[1]). Es ergibt sich eine der errechneten grundsätzlich ähnliche Kurve. Die Ähnlichkeit der Kurven bezieht sich auch auf das Maximum der Streuung bei ungefähr 50% mutierten Kernen. Der Variationskoeffizient ν_T (σ_T in % von M) ist ebenfalls am größten bei Annäherung an die Homokaryose der Mutation (vgl. Tab. 1).

Tabelle.

Variationskoeffizienten ν.

σ in Prozent von M.		
1	2	3
Für die Prozente normaler Kerne berechnet ν_K	Für die Trägerlängen von 50 (—) gefunden ν_T	Für die Trägerlängen von 49 (+) gefunden ν_T
Reine Letalform	Praktisch nicht weiter auszulesende Letalform	Praktisch nicht weiter auszulesende Letalform
↑ 212,5 %	↑ —	↑ —
83,5 %	129 %	— 143 %
54,5 %	41,2%	55,7%
39,1 %	— 16,1%	8,6%
29,7 %	—	35,2%
23,2 %	7,5%	11,1%
18,1 %	3,9%	20,5%
13,95%	↓ 5,9%	↓ 2,9%
10,35%	Praktisch nicht weiter auszulesende Normalform	2,8%
7,39%		Praktisch nicht weiter auszulesende Normalform
4,75%		
↓ 2,51%		
Reine Normalform		

Tab. 1. Die Trägerlängenmittel als Funktion des Prozentgehaltes normaler Kerne im Myzel. Kolonne 1: Variationskoeffizienten ν_K der berechneten Kernprozente (σ in Prozent von M normaler Kerne). Kolonne 2 und 3: Variationskoeffizienten ν_T der Trägerlängen von 50 (—) und 49 (+). Eingerahmte Zahlen, die Variationskoeffizienten der jeweiligen Ausgangsserien.

Zur Erzielung von Homokaryose nach beiden Seiten waren je 3 Ausleseserien nötig. Es ist also anzunehmen, daß das Ausgangsmyzel einen Gehalt von rund 50% mutierter Kerne besaß. Nach 2 Ausleseserien, die nach Seite der Trägerkürze vorgenommen wurden, befanden sich unter 50 Röhren 31, die ein aberratives Myzel (vgl. Burgeff 1915 I und II) enthielten. Die Abimpfung eines Sporangiums eines krüppel-

1) Die eigentlich unzulässige geradlinige Verbindung von M_0 zu M_1 usw. ist hier vorgenommen, um die Beziehungen der Kurven Fig. 2 und 3 deutlicher zu machen.

haften Myzels ergab lauter Blasenmyzelien. Manche derselben konnten noch nach 5—6 Tagen austreiben, dann bildeten sie gelbe, trägerarme und häufig sporangienlose Myzelien; manche dieser gelben Trägeranlagen guttierten schwarz. Es bestanden fließende Übergänge von Myzelien mit wenig Trägern zu solchen mit gar keinen. Letztere unterscheiden sich selbst wieder in der Wachstumsintensität. Die krüppelhaftesten erreichten kaum 1 mm Ø in 7 Tagen.

Da keinerlei Anhaltspunkte darüber vorliegen, ob die herausgespaltenen Blasenmyzelien tatsächlich frei von normalen Kernen, ferner ob die gezüchteten Myzelien mit langen Trägern wirklich homokaryotisch sind, ist das Ergebnis noch einigermaßen unsicher. Ersteres ist wohl anzunehmen, aber im zweiten Fall ist es sehr gut denkbar, daß noch mutierte Kerne vorhanden sein können, die sich nicht zu äußern brauchen.

2. Die Auslese am Stammyzel 49 (+).

Das Ergebnis bei 50 (—) war in diesem Ausmaß nicht vorherzusehen. Es wird aber noch weit in den Schatten gestellt durch das bei den Versuchen mit 49 (+) erhaltene. Schon die erste Plattenaussaat lieferte eine Serie, in der von 50 Einsporkulturen 32 ohne Träger waren, bei gehemmtem Myzelwachstum. Die Trägerlänge der übrigen bewegte sich zwischen 22 und 78 mm. Die Myzelien mit kurzen Trägern zeigten nach 14 Tagen ein leuchtend dotterfarbenes Substratmyzel, mit ebensolchen krüppelhaften Trägern, die mit schiefergrauen bis schwarzen Guttationstropfen besetzt waren. Im ganzen Habitus ähnelten sie den Mutationen *Flavus* und *Flavus extremus* des *Mucor mucedo* (F. Köhler 1935). Die aberrativen Formen zeigten keinen nennenswerten Zuwachs, waren aber ebenfalls dottergelb. Eine Abimpfung eines Sporangiums, das auf einem einige Millimeter hohen Träger stand, lieferte lauter Blasenmyzelien. Mit der allerersten Absaat war also die Auslese der Mutation schon durchgeführt.

Die Aussaat von einem maximal langen Träger der Ausgangsserie lieferte unter 50 Kulturen nur 10 aberrative Formen, die nächste Serie war schon frei davon.

Die Trägermittel der einzelnen Serien nacheinander aufgetragen, ergeben wieder eine der berechneten Kurve sehr ähnliche (Fig. 4). Die Mittelwerte nähern sich einer Konstanten mit verhältnismäßig geringer Streuung, in der 6. Serie 2,9 % von M und in der 7. 2,8%. Bei Kultur der 7. Serie wurde die Heizung in Betrieb genommen, so daß die Temperatur im Thermostaten um einige Grade anstieg. Im allgemeinen kann man feststellen, daß die Variabilität bei 49 (+) etwas unregelmäßiger war.

So spalteten in der 5. Serie, die nach Länge ausgelesen war, einige gehemmte Myzelien heraus. Eines hatte 39 mm lange Träger von gelber Farbe, mit schwarzen Guttationstropfen, ein anderes hatte nach 7 Tagen gar nur 8 mm Myzeldurchmesser und 6 mm lange Träger. Die Absaat beider Myzelien lieferte in beiden Fällen heterogene Nachkommenschaft; die des zuletzt

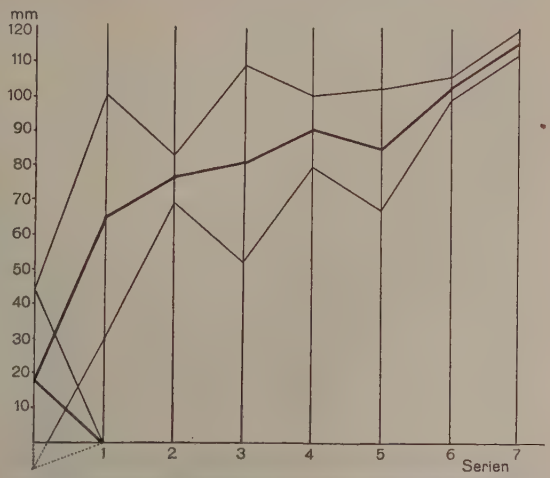


Fig. 4. Kurve der Trägerlängenmittel nebst deren Streuung von der Auslese an 49 (+). Nach oben verlaufende Kurve, die bei Auslese trägerlanger, nach unten verlaufende bei Auslese von aberrativen Myzelien erhaltene.

Fig. 5. Kulturen 1 und 2 Einspormyzelien aus der 6. Serie des nach Trägerlänge ausgelesenen 49 (+). Die übrigen Einsporkulturen aus der Absaat eines in der 5. Langserie herausgespaltenen gehemmten Myzels.

erwähnten Organismus zeigt Fig. 5. Sie gleicht vollkommen den aberrativen Myzelien und guttiert auch wie diese schwarz, und zwar mit großer Regelmäßigkeit.

Um zu untersuchen, ob die in der Ausgangsserie aufgetretene Mutation „schwarze Guttation" zusammen mit normalen Trägern ausgelesen werden kann, impfte ich das Myzel mit intensivster Verfärbung ab, um eine Reihe zu bilden, in der nach Verfärbungsintensität auszulesen war. Nach anfänglichem Scheinerfolg stellte sich in der 2. Serie heraus, daß die Eigenschaft, schwarz zu guttieren, sich am deutlichsten an den Myzelien zeigt, die am stärksten gehemmt waren. Das Ergebnis ist so, wie es schon die Ausgangsserie vermuten ließ, wo nur die wachstumsgestörten Myzelien schwarz guttierten. Die Mutation schwarze Guttation liegt anscheinend in den Blasenmyzelien rein vor. Sie kann sich nur nicht äußern, da diese keine Träger bilden, an denen sie sich zeigen könnte. Wohl aber verrät die dottergelbe Farbe des Myzels beider Zusammenhänge. Das Merkmal „schwarze Guttation" ist also nur in heterokaryotischem Zustande als solches erkennbar. Homokaryotisch ist es gar nicht manifestationsfähig.

Nach einer Ausleseserie ist also Homokaryose der Mutation und nach 7 scheinbare der Normalform eingetreten. Daß dies nur scheinbar der Fall ist, zeigt die Spaltungstätigkeit in der 5. Serie. Sicherlich besitzt die Mutation nur eine geringe Deckkraft. Der Mutationswert des Ausgangsmyzels ist nach den Befunden als erheblich über 50% liegend zu betrachten. Die vorgefundenen Verhältnisse können als Bestätigung der Möglichkeit eines Vorkommens von 70% mutierter Kerne betrachtet werden. Diese Mutationsrate ist bei *Mucor mucedo* Bref. auf einem ganz anderen Wege, dem der Kernbestandsaufnahme, gefunden worden (F. Köhler 1935).

Die praktisch gefundene Serienzahl zur vollständigen Auslese deckt sich bei 49 (+) besser als bei 50 (—) mit der errechneten.

Es war anzunehmen, daß die beiden ausgelesenen Stämme mit langen Trägern intensiver miteinander kopulieren als die beiden Ausgangsstämme. Das ist nun keineswegs der Fall. Sie reagieren überhaupt nicht miteinander, während die Ausgangsstämme auf M. A. in 14 Tagen maximal 140 Zygosporen/Platte lieferten. Anscheinend herrschen hier dieselben Verhältnisse wie bei der Auslese trägerlanger Myzelien von *Mucor mucedo*, wo es selbst durch 74 Ausleseserien nicht möglich war, bessere Kopulation zu erzielen (F. Köhler 1935), weil keine Homokaryose der Normalform auf dem Wege der Auslese zu bekommen war.

Dies ist sicher aber nur eine der Ursachen, denn die beiden Ausgangsstämme sind auch noch deutlich morphologisch voneinander verschieden. Die Träger des 49 (+) sind wesentlich stärker und länger, aber weniger zahlreich als die des 50 (—) (Fig. 1). Die Sporangien des 49 (+) sind etwas dicker (Fig. 6), die Sporen desselben sind mehr als doppelt so lang wie breit [bei 50 (—) Verhältnis fast genau 2:1]. Die Hauptsporen beider Stämme sind fast gleich lang (n = 135). Beide Myzelien besitzen lange, unverzweigte Nebensporangien, jedoch 50 (—) viel mehr als 49 (+). Das Substratmyzel des letzteren ist intensiver gelb. Die Röhrenkulturen beider Myzelien zeigen schraubig gewundene Hauptsporangien, die meisten im Sinne der Rechtsschraube. Die Windungen dieser Raumspiralen sind bei 49 (+) gröber und von größerer Steigung als bei 50 (—).

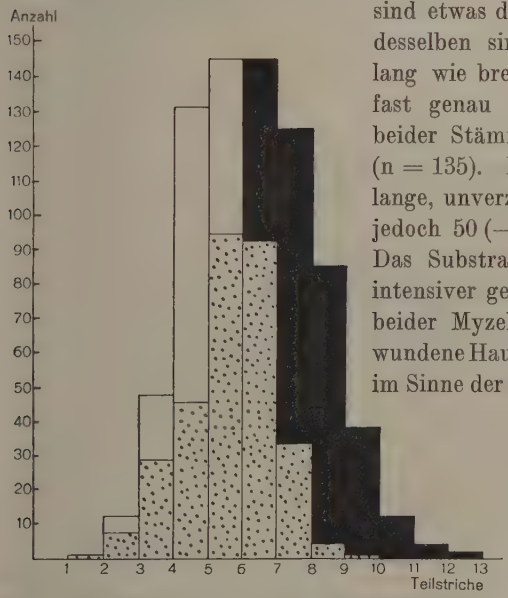


Fig. 6. Variationskurven der Hauptsporangiendurchmesser der beiden Ausgangsstämme. Weiß die von 50 (—), schwarz die von 49 (+). Überschneidungen punktiert. Gemessen an Einspormyzelien nach 7 tägiger Kulturdauer. 1 Teilstrich = 0,03 mm.

Schlußbetrachtung.

Die erhaltene Serienzahl, die nötig war, die Auslese durchzuführen, deckt sich nicht ganz mit der berechneten. Die Auslese gelang eher als zu erwarten war. Zur Erklärung sei darauf hingewiesen, daß die Kernzahl n pro Spore von 5 -23 (an 35 Sporen) schwankt. Es ist durchaus denkbar, daß zufällige Kernkombinationen 1 (mutiert) +4 (normal) bzw. 1+5 die Auslese mehr fördern als 1+22 oder 2+21. Ein anderer möglicher Grund für die rascher als erwartet verlaufene Auslese kann darin zu suchen sein, daß die Form mit langen Trägern noch gar nicht homokaryotisch ist, sondern nur so scheint. Die Abspaltung krüppeliger Myzelien in der 5. Serie des 49 (+) (vgl. Fig. 5) könnte zu dieser Vermutung berechtigen. Außerdem lassen die ausgelesenen Myzelien ihre Kopulationsfähigkeit vermissen, ein Hinweis darauf, daß sie wahrscheinlich noch heterokaryotisch sind in bezug auf Kerne mit Anlagen, die sich nicht manifestieren. Daß dies tatsächlich der Fall sein kann, erwiesen die Auslese-

versuche an *Mucor mucedo* mit nachfolgender Kernbestandsaufnahme (F. Köhler 1935).

Im allgemeinen kann in erster Annäherung gesagt werden, daß hier vermutlich eine direkte Proportionalität zwischen dem Gehalt an „normalen" Kernen und der Trägerlänge eines Myzels besteht. Ob diese Proportionalität eine lineare ist, erscheint fraglich. Aus theoretischen Gründen könnte man fast an eine logarithmische Abhängigkeit der Manifestationsintensität von der Kernprozentzahl denken. Indessen fordern solche Erwägungen Untersuchung an qualitativ und quantitativ genau bekannten Kernmischungen, damit allgemein etwas über genomatische Interferenz ausgesagt werden kann.

Es sei gestattet, die Gründe zu betrachten, die es nahelegen, daß hier kernbedingte Variabilität vorliegt.

1. Die Kloninkonstanz. Manche Sporangien ergeben Absaaten, die an Variabilität wirklich nichts zu wünschen übriglassen. Auslese nach Seite der Normalform ergibt in Annäherung Klonkonstanz in der Linie. Reinkernige Linien sind dies aber noch nicht. Für die Mutation läßt sich dies ebenfalls nachweisen, soweit keine vollkommene Lebensunfähigkeit vorliegt.

2. Die Sektorialentmischungen. An wachsenden Myzelien kann man in vielen Fällen sektoriale Verschiedenheiten des radialen Zuwachses feststellen, die immer von lokalen Variationen des Phaenotyps begleitet sind. Absaaten von Sporangien aus den gehemmten Zonen ergeben Serien von Einspormyzelien, die in viel höherem Maße variieren als Sporenaussaaten von Sporangien, die aus Zonen normalen Zuwachses stammen.

3. Die Auslese praktisch klonkonstanter Myzelien deckt sich im allgemeinen mit der Erwartung bei zugrunde gelegter kernbedingter Variabilität.

4. Homologie der Merkmale. Die hier untersuchten Merkmale und ihre Variabilität finden sich in ganz der gleichen Weise bei *Mucor mucedo* (F. Köhler 1935). Hier ist für das homologe Merkmal der schwarzen Guttation, *Flavus*, der Erbgang nach Mendelgesetzen sichergestellt.

Der einfachste und sicherste Beweis für die kernbedingte Natur der bei den beiden Stämmen 49 (+) und 50 (—) beobachteten Variabilität wäre ohne Zweifel die Erbanalyse bzw. die Kernbestandsaufnahme. Wohl kopulieren die beiden Stämme miteinander. Das Ausmaß der Zygosporenbildung ist aber selbst bei Verwendung von Hefeböden nur gering. Nach täglicher,

10 Minuten dauernder Quarzlampenbestrahlung gelang es mir, einige Hundert ausgereifte Zygosporen zu bekommen, die ich auf feuchte Tonplatten zum Keimen auslegte. Eine Keimung konnte ich allerdings nicht beobachten. Es verbliebe nur ein Weg: Aus einer Sammlung von Freilandmyzelien durch Probieren ein gut kopulierendes auszusuchen. Daß dies möglich ist, könnte man annehmen, da es mir gelang, das Myzel 49 (+) mit M 2 (−), einem reinen Stamm des *Mucor mucedo*, zu einer allerdings spärlichen Kopulation zu veranlassen.

Es ist bezeichnend, daß dieselbe Art von Variabilität bei *Mucor mucedo* (Blakeslee 1920), *Phycomyces Blakesleeanus* Bgff. (Burgeff 1915 I und II und 1925) sowie bei *Mucor mucedo* Bref. (F. Köhler 1935) zu finden ist. Ich konnte sie ferner an 9 verschieden organisierten, isolierten Stämmen des *Mucor mucedo dependens* Bgff. beobachten.

Ohne Zweifel ist in jedem polyenergiden Myzel die Möglichkeit „maskierter" Mutation einzelner Kerne denkbar. Erst die Anreicherung dieser mutierten Kerne durch Auslese gewährleistet Manifestation.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

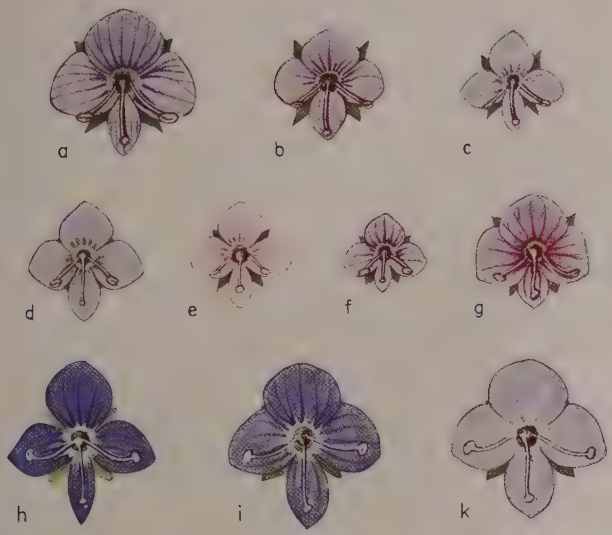
1. Die Vermutung, daß die beiden Stämme des *Mucor mucilagineus* Bref. (aus der Sammlung des Herrn Prof. Burgeff) in hohem Maße heterokaryotisch seien, hat sich vollauf bestätigt.
2. Die Auslese klonkonstanter normaler bzw. mutierter Myzelien deckt sich im allgemeinen mit der nach den Gesetzen alternativer Variabilität berechneten Erwartung. Alle Gründe sprechen für das Vorliegen kernbedingter Variabilität.
3. Die nach Trägerlänge ausgelesenen Myzelien kopulieren schlechter als die Ausgangsstämme, wenngleich sie auch den Anschein erwecken, homokaryotische „Normalformen" zu sein (scheinbare Klonkonstanz).
4. Die beiden Ausgangsstämme sind voneinander morphologisch beträchtlich verschieden, so daß das mangelhafte Zustandekommen von Zygosporen auch auf die Fremdheit der beiden Stämme zurückgeführt werden kann. Der (+) Stamm kopuliert mit einem reinkernigen (−) Myzel des *Mucor mucedo*, ohne daß man behaupten könnte, diese beiden seien sich ähnlicher, als die beiden Ausgangsstämme.
5. Eine Erbanalyse und Kernbestandsaufnahme erwies sich wegen der mangelnden Fruchtbarkeit der Stämme und wegen des Nichtkeimens der wenigen erhaltenen Zygosporen als vorläufig nicht durchführbar.

Vorliegende Arbeit ist an der Botanischen Anstalt Jena ausgeführt. Herrn Prof. Renner danke ich herzlich für die Überlassung der Institutseinrichtungen.

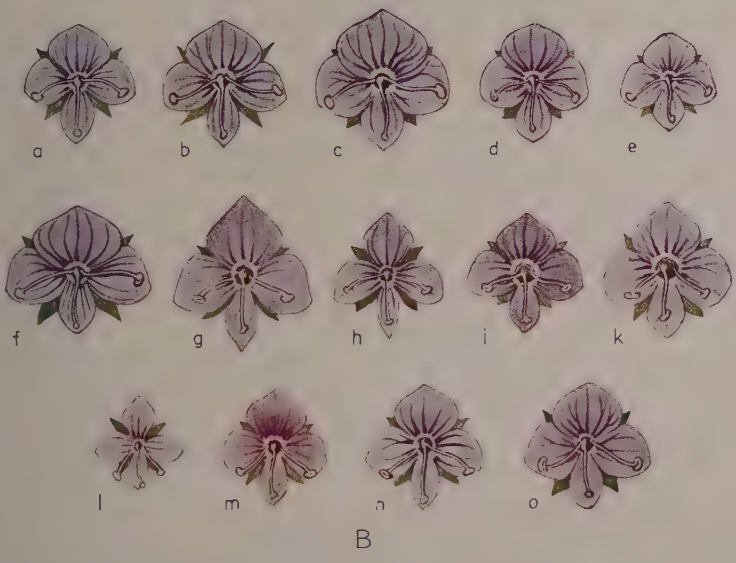
Literatur.

Blakeslee, A. F., Mutations in *Mucors*. Journal of Heredity **11** (1920). — Burgeff, H., Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens* (Kuntze) I. Flora **107** (1915). — Ders., Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Vererbung bei *Phycomyces nitens* (Kuntze) II. Flora **108** (1915). — Ders., Untersuchungen über Sexualität und Parasitismus bei *Mucorineen* I. Bot. Abhandlg., herausgegeben von K. Goebel, H. 4 (1924). — Ders., Variabilität und Mutation bei *Phycomyces Blakesleeanus* (Bgff.). Ztschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl. **49** (1928). — Köhler, F., Genetische Studien an *Mucor mucedo* (Bref.), I, II u. III. Ztschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl. **70** (1935). — Nadson, G. A., et Philippov, G. S., Influence des rayons X sur la sexualité et la formation des mutantes chez les champignons inférieurs (*Mucorinees*). C. R. Soc. Biol. **93** (1925); Referat im Bot. Centralbl. N. F. 6, S. 356 (1925/26).

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.



A



B

Schlenker.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

Vegetationsbilder

Begründet
von G. Karsten und H. Schenck †

Herausgegeben
von Prof. Dr. G. Karsten, Halle, und Prof. Dr. H. Walter, Stuttgart

24. Reihe:

Heft 1/2:

Südwest-Australien

Von
L. Diels und **E. Pritzel,** Berlin

12 Vegetationsbilder auf 12 Lichtdrucktafeln, 2 S. Text (mit 1 Kartenskizze) und 12 Blatt Tafelerklärungen 4° 1933 Rmk 8.—

Heft 3:

Wälder in Nordost-Queensland

Von
L. Diels und **E. Pritzel,** Berlin

6 Vegetationsbilder auf 6 Lichtdrucktafeln, 2 S. Text (mit 1 Kartenskizze) und 6 Blatt Tafelerklärungen 4° 1934 Rmk 4.—

Heft 4/5:

Marokko

Von
Prof. Dr. **Martin Rikli,** Zürich

17 Vegetationsbilder auf 12 Lichtdrucktafeln, 7 S. Text (mit 1 Kartenskizze) und 12 Blatt Tafelerklärungen 4° 1934 Rmk 8.—

Heft 6:

Hochland von Abessinien

Von
Reg.-Rat Dr. **Friedrich Morton**
Konservator d. Bundesdenkmalamtes, Kustos d. Museums in Hallstadt

10 Vegetationsbilder auf 6 Lichtdrucktafeln, 4 S. Text (mit 1 Kartenskizze) und 6 Blatt Tafelerklärungen 4° 1935 Rmk 4.—

Heft 7:

Vegetationsbilder von Tenerife

Von
Dr. **Fritz Mattick,**
Botan. Museum Berlin-Dahlem

10 Vegetationsbilder auf 6 Lichtdrucktafeln, 5 S. Text und 6 Blatt Tafelerklärungen 4° 1935 Rmk 4.—

Heft 8:

Der Blaauwberg im Norden von Transvaal

Von
Dr. **A. C. Léemann,** Pretoria

11 Vegetationsbilder auf 6 Lichtdrucktafeln, 13 S. Text (deutsch und englisch und mit 1 Kartenskizze) und 6 Blatt Tafelerklärungen 4° 1935 Rmk 4.—

Die Pflanzenareale

Sammlung kartographischer Darstellungen von Verbreitungsbezirken der lebenden und fossilen Pflanzen-Familien, -Gattungen und -Arten

Unter Mitwirkung von

Ludwig Diels, Berlin, und G. Samuelsson, Stockholm

herausgegeben von

Dr. Emil Hannig und **Dr. Hubert Winkler**
Prof. an der Universität Münster i. W. Prof. an der Universität Breslau

Verlag von Gustav Fischer in Jena

4. Reihe:

Heft 1 = Karte 1—10. 1933 Rmk 7.50

Die mediterran-orientalischen Arten der Gattung Hypericum. Von B. Stefanoff, Sofia. 9 Karten und 10 S. Text.

Nachträge und Verbesserungen zu den Amerika-Karten (Reihe I, Karte 4—5, 31—33; Reihe II, Karte 1—5, 11—17; Reihe III, Karte 1—3). 1 Karte und 3 S. Text.

Heft 2 = Karte 11—20. 1934 Rmk 7.50

Ononis L. Von G. Širjaev, Brno. Teil I: Sectio natrix Gris. em. 10 Karten und 5 S. Text.

Heft 3 = Karte 21—30. 1935 Rmk 7.50

Nordamerikanische Wüstenpflanzen. Von Forrest Shreve, Tucson (Ariz.). Teil II. 6 Karten und 8 S. Text.

Australantarktische Endemiten. Von A. Donat, Buenos Aires. Teil I. 2 Karten und 4 S. Text.

Lythrum Salicaria L. Von Helen Schoch-Bodmer, St. Gallen. 2 Karten und 5 S. Text.

Heft 4 = Karte 31—41. 1936 Rmk 7.50

Sapindaceae. Von Th. Herzog, Jena. 7 Karten und 8 S. Text.

Aegilops L. Von A. Eig, Jerusalem. 4 Karten und 8 S. Text.

„Die Pflanzenareale" ist ein Archiv, in dem Karten der natürlichen Gesamtverbreitung aller Pflanzensippen, evtl. auch des Vorkommens in Kultur, nebst kurzem erläuternden Text fortlaufend gesammelt werden. Eine zentrale Sammelstelle für kartographische Darstellung von Gesamtarealen ist notwendig angesichts der Tatsache, daß seit langem in allen Ländern die floristischen Veröffentlichungen und monographischen Bearbeitungen sich anhäufen, ohne daß das pflanzengeographische Material, das in ihnen niedergelegt ist, voll ausgenutzt werden kann. Beschreibungen der Pflanzenverbreitung nur mit Worten können — besonders wenn es sich um genaue Angaben der Grenzlinien oder der einzelnen Fundstellen handelt — nicht entfernt so übersichtlich sein, wie eine vergleichende Arealkunde fordern muß. Nur die diagrammatische Darstellung auf Arealkarten kann die nötige Anschaulichkeit der Verbreitungsverhältnisse rezenter und fossiler Pflanzen bieten und damit die unentbehrlichen Grundlagen liefern für die floristische Analyse, die pflanzengeographische Gliederung und die Entwicklungsgeschichte der Florengebiete, sowie für gewisse phylogenetische Probleme der theoretischen Systematik. Viele Arealkarten zeigen an sich interessante Verbreitungsverhältnisse, manche stellen hauptsächlich Tatsachenmaterial dar, das erst durch Beziehung zu anderen Arealen seinen Wert erhält; alle Karten von genau erforschten Gebieten können aber zugleich als Urkunden gelten, nach denen sich spätere Veränderungen der betreffenden Areale zuverlässig feststellen lassen. Damit die Arealkarten auch systematisch geordnet werden können, werden auf den einzelnen Blättern nur verwandtschaftlich zusammengehörige Sippen oder nur Einzelareale dargestellt.

Die Herausgeber rechnen in erster Linie mit dem Interesse der Floristen und Pflanzengeographen. Bei der engen Verknüpfung der Geschichte der Pflanzenverbreitung einerseits, der Tiergeographie, der Lehre vom Klima und den Zusammenhängen der Kontinente in früheren Epochen andererseits, werden auch diese Wissenschaften der kartographischen Darstellung der Pflanzenverbreitung nicht entbehren können.

Je 8 Hefte bilden eine Reihe. / Format: 33×30 cm. / Preis jedes Heftes: Rmk 7.50
Bisher sind — abgesehen von Sektionen, Subsektionen, Unterarten und Varietäten — kartiert:
23 Familien, 242 Gattungen, 118 Arten. / Verzeichnis wird kostenfrei geliefert.

Neuere botanische Veröffentlichungen

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Von Dr. **K. Goebel,** Prof. an der Univers. München. Dritte, umgearbeitete Auflage. Drei Bände und zwei Ergänzungsbände.

I. **Allgemeine Organographie.** Mit 621 Abbild. im Text. IX, 642 S. gr. 8° 1928 Rmk 30.—, geb. 32.—*

II. **Bryophyten. / Pteridophyten.** Mit 850 Abbild. im Text. X u. S. 643—1378 1930 Rmk 35.—, geb. 37.—*

III. **Samenpflanzen.** Mit 437 Abbild. im Text. X, S. 1379—2078, gr. 8° 1933 Rmk 38.—, geb. 40.—

Ergänzungsband 1: **Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung.** Zweite, neubearbeitete Auflage. Mit 278 Abbild. im Text. X, 565 S. gr. 8° 1924 Rmk 20.—, geb. 22.—*

Ergänzungsband 2: **Blütenbildung und Sproßgestaltung.** (Anthokladien und Infloreszenzen.) Mit 219 Abbild. im Text. VII, 242 S. gr. 8° 1931 Rmk 16.—, geb. 18.—

Die Süßwasserflora Mitteleuropas. Herausgegeben von Prof. Dr. **A. Pascher,** Prag.

9. Heft: **Zygnemales.** Zweite Auflage, bearbeitet von Priv.-Doz. Dr. **Viktor Czurda,** Prag. Mit 226 Abbild. im Text. V, 222 S. 1932 Rmk 9.—, geb. 10.—

10. Heft: **Bacillariophyta (Diatomeae).** Zweite Auflage, bearbeitet von Dr. **Friedrich Hustedt,** Bremen. Mit 875 Abbild. im Text. VIII, 466 S. Taschenformat. 1930 Rmk 18.—, geb. 19.50*

14. Heft: **Bryophyta (Moose).** Sphagnales (Torfmoose), Bryales (Laubmoose), Hepaticae (Lebermoose). Zweite Auflage, bearbeitet von Prof. Dr. **H. Paul,** München, **W. Mönkemeyer,** Leipzig, und Prof. Dr. **V. Schiffner,** Wien. Mit 264 Abbild. im Text. VIII, 252 S. 1931 Rmk 12.—, geb. 13.50

Pflanzensoziologie. Eine Reihe vegetationskundlicher Gebietsmonographien. Herausgegeben von der Staatlichen Stelle für Naturdenkmalpflege in Preußen.

Band I: **Vegetationskunde von Ostpreußen.** Von Dr. **H. Steffen,** Allenstein. Mit 67 Abbild. im Text. XIV, 406 S. gr. 8° 1931 Rmk 22.—, geb. 24.—

Band II: **Vegetationskunde der Karawanken.** Von **Erwin Aichinger,** Klagenfurt. Mit 57 Abbild. im Text. XIII, 329 S. gr. 8° 1933 Rmk 17.—, geb. 18.50

Pflanzenforschung. Herausgegeben von Prof. Dr. **R. Kolkwitz,** Berlin-Dahlem.

Heft 16: **Die Eisenorganismen.** Systematik und Morphologie. Von Dr. **Paul Dorff.** Mit 40 Abbild. im Text. III, 62 S. gr. 8° 1934 Rmk 3.60

Heft 17: **Experimentelle Studien über die Anpassung von Wasser- und Sumpfmoosen.** Von Dr. **Elsa Zastrow.** Mit 43 Abbild. im Text. VI, 70 S. gr. 8° 1934 Rmk 3.60

Heft 18: **Das Genus Cosmocladium.** Von Dr. **Jac. Heimans,** Amsterdam. Mit 8 Tafeln. III, 132 S. gr. 8° 1935 Rmk 11.—

Heft 19: **Über die Hydratur der Pflanzen** und eine empirische Formel der Verdunstung und Transpiration. Von **Yasona Fukuda,** Prof. an der Mandschurischen Mediz. Hochschule, Mukden. Mit 21 Abbild. im Text. IV, 79 S. gr. 8° 1935 Rmk 6.—

Die pflanzengeographische Stellung und Gliederung Italiens. Von Prof. Dr. **L. Adamović,** ehem. Direktor d. Botan. Instituts u. Gartens der Univers. Belgrad u. Dozent f. Pflanzengeographie a. d. Univers. Wien. Mit 51 pflanzengeograph. Originalkarten. XII, 259 S. gr. 8° 1933 Rmk 22.—, geb 24.—

Lehrbuch der Allgemeinen Botanik. Von Dr. **F. A. F. C. Went,** o. Prof. der Botanik an der Univers. Utrecht. Vom Verfasser aus dem Holländischen übersetzt. Mit 274 Abbild. im Text. VI, 422 S. gr. 8° 1933 Rmk 19.—, geb. 20.50

*Die mit * bezeichneten Preise ermäßigen sich bis auf Widerruf um 10%.*

Neuere botanische Veröffentlichungen

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

Deutsche Waldbäume und Waldtypen. Von Prof. Dr. **Walther Schoenichen,** Direktor der Staatlichen Stelle für Naturdenkmalpflege in Preußen. Mit 41 Skizzen im Text und 20 Waldbildern auf 10 Tafeln. XII, 208 S. gr. 8° 1933 Rmk 14.—, geb. 15.50

Pflanzenchemie und Pflanzenverwandtschaft. Von Dr. **Hans Molisch,** emer. o. ö. Prof. u. Direktor d. pflanzenphysiolog. Institutes a. d. Univers. Wien. Mit 12 Abbild. im Text. VIII, 118 S. gr. 8° 1933 Rmk. 5—, geb. 6.—

Die Sexualität als Problem der Genetik. Versuch eines kritischen Vergleiches der wichtigsten Theorien. Von Dr. **Felix Mainx,** Privatdozent an der Deutschen Univers. in Prag. III, 88 S. gr. 8° 1933 Rmk 5.—

Hundert Jahre Tradescantia. Von **Ernst Küster,** Gießen. Mit 7 Abbild. im Text. III, 36 S. gr. 8° 1933 Rmk 2.—

Die Flechten. Eine Einführung in ihre allgemeine Kenntnis. Auf Grund neuerer Forschungen und kritisch dargestellt von Dr. **Friedrich Tobler,** o. Prof. der Botanik an der Technischen Hochschule Dresden, Direktor des Botan. Instituts und Gartens. Mit 66 Abbild. im Text. V, 84 S. gr. 8° 1934 Rmk 5.50

Der Abbau. Eine entwicklungsgeschichtliche Studie zum Senilitäts- und Fortpflanzungsproblem. Von Dr. **Franz Ragaller,** Mit 3 Abbild. im Text. V, 85 S. gr. 8° 1934 Rmk 5.60

Geschichte des Botanischen Gartens der Universität Innsbruck. Von Prof. Dr. **E. Heinricher,** Vorstand des Gartens von 1889 bis 1928. Mit 5 Tafeln. 34 S. gr. 8° 1934 Rmk 3.—

Die Wuchsstofftheorie und ihre Bedeutung für die Analyse des Wachstums und der Wachstumsbewegungen der Pflanzen. Von Dr. **P. Boysen Jensen,** o. Prof. der Pflanzenphysiologie an der Universität Kopenhagen. Mit 26 Abbild. im Text. VI, 166 S. gr. 8° 1935 Rmk 7.50

Internationale Regeln der botanischen Nomenclatur. Angenommen von den Internationalen Botanischen Kongressen zu Wien 1905, Brüssel 1910 und Cambridge 1930. Dritte Ausgabe. XI, 152 S. (englisch, französisch, deutsch) Lex.-8° 1935 Rmk 7.—

Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Von Dr. **A. F. W. Schimper,** weil. o. ö. Professor an der Universität Basel. Dritte, neubearbeitete und wesentlich erweiterte Auflage, herausgegeben von Dr. **F. C. v. Faber,** o. ö. Professor an der Universität München. Zwei Bände Mit 614 Abbild. im Text und auf Tafeln und 3 geograph. Karten. XXXVI, 1612 S. gr. 8° 1935 Rmk 90.—, geb. 97.—

Pflanzenphysiologie. Versuche und Beobachtungen an höheren und niederen Pflanzen, einschließlich Bakteriologie und Hydrobiologie mit Planktonkunde. Von Prof. Dr. **R. Kolkwitz,** Dahlem-Steglitz. Dritte, umgearbeitete Auflage. Mit 175 Abbild. im Text und 14 zum Teil farb. Tafeln. VII, 310 S. gr. 8° 1935 Rmk 12.—, geb. 13.50

Die Pflanzenzelle. Vorlesungen über normale und pathologische Zytomorphologie und Zytogenese. Von **Ernst Küster,** Gießen. Mit 323 Abbild. im Text. XII, 692 S. gr. 8° 1935 Rmk 34.—, geb. 36.—

Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanzen. Mit einem Anhang: Praktische Orchideenanzucht. Von Dr. **Hans Burgeff,** Prof. der Botanik an der Universität Würzburg. Mit 186 Abbildungen im Text. VIII, 312 S. gr.8° 1936 Rmk 16.50, geb. 18.—